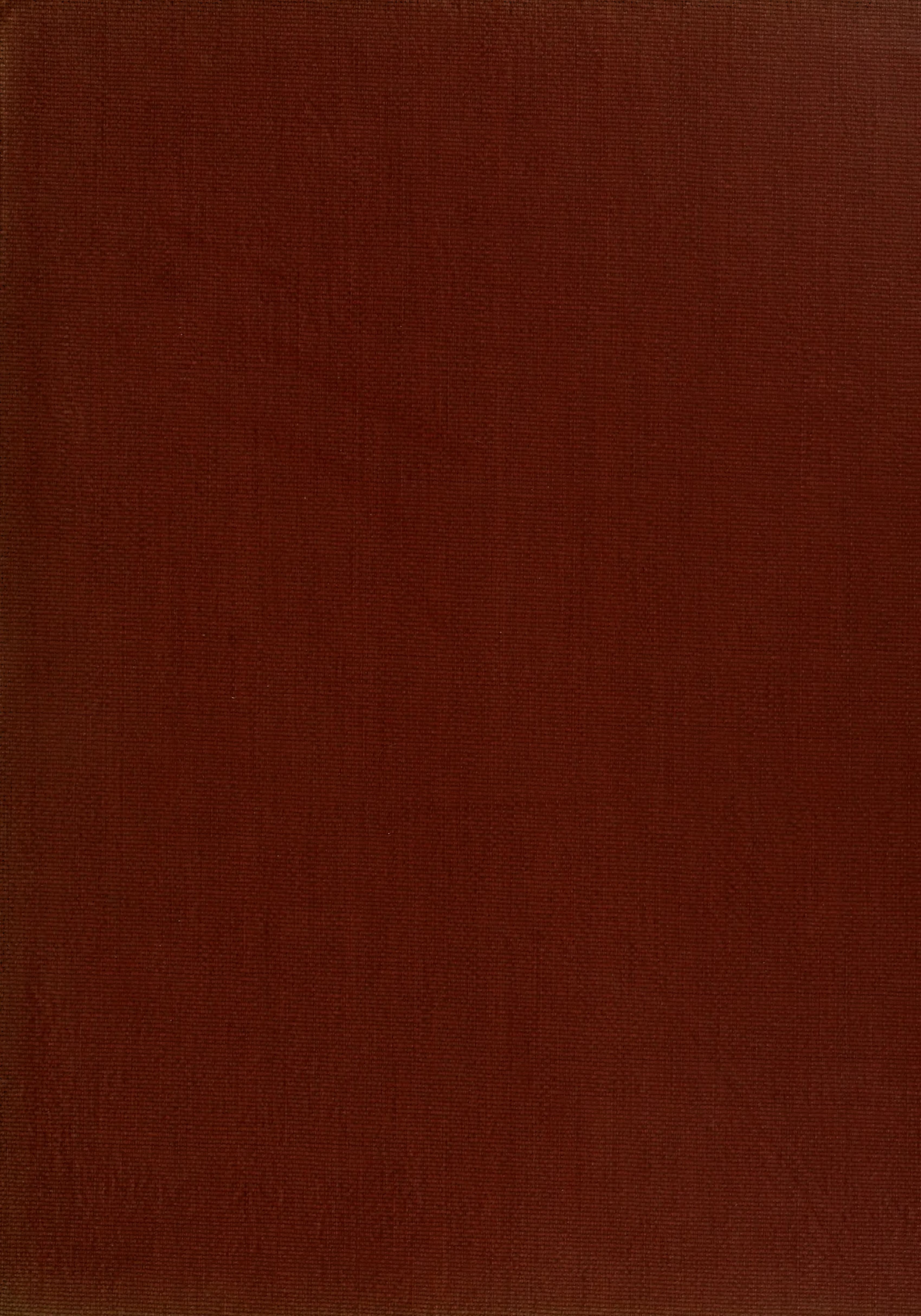





BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
LIBRARY
MASS.
MARINE





STUDIEN

ÜBER

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DER TIERE.

HERAUSGEGEBEN VON

DR. EMIL SELENKA
PROFESSOR IN MÜNCHEN.

ACHTES HEFT.

MENSCHENAFFEN

(ANTHROPOMORPHAE)

STUDIEN ÜBER ENTWICKELUNG UND SCHÄDELBAU.

III. ENTWICKELUNG DES GIBBON (HYLOBATES UND SIAMANGA),
FORTSETZUNG

VON

DR. EMIL SELENKA
PROFESSOR IN MÜNCHEN.

MIT 1 TAFEL UND 38 ABBILDUNGEN IM TEXT.

WIESBADEN.
C. W. KREIDEL'S VERLAG.
1900.

MENSCHENAFFEN

(ANTHROPOMORPHAE)

STUDIEN ÜBER ENTWICKELUNG UND SCHÄDELBAU

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. EMIL SELENKA
PROFESSOR IN MÜNCHEN.

DRITTE LIEFERUNG:

III. KAPITEL:

ENTWICKELUNG DES GIBBON (HYLOBATES UND SIAMANGA), FORTSETZUNG

VON

DR. EMIL SELENKA.
PROFESSOR IN MÜNCHEN.

MIT 1 TAFEL UND 38 TEXTFIGUREN.

WIESBADEN.
C. W. KREIDEL'S VERLAG.
1900.

Die Entwickelungsstufe des Keimes wird durch folgende Angaben gekennzeichnet:

Grösse der linsenförmigen Chorionblase, die Zotten nicht eingerechnet 9 : 8 : 2 mm.

Höhe der Chorionzotten 1—2,5 mm.

Grösse der ganzen Embryonalblase (Embryo plus Dottersack) 1,2 : 1 : 1 mm.

Länge des Bauchstiels 0,5 mm.

Die übrigen Maasse sind aus den Abbildungen zu gewinnen.

Keimscheibe birnförmig, Medullarrinne tief.

Primitivstreif gegen die Markplatte ventral eingebogen.

Canalis neurentericus offen.

Chorda-Anlage flach rinnenförmig.

Gefässe allein im Dottersack ausgebildet.

Amnion geschlossen.

Allantois ein dünnes Röhrchen.

Noch keine Ursegmente angelegt.

Der Keim steht auf gleicher Entwickelungsstufe, wie der SPEEsche menschliche Embryo Gle.

Ungefähres Alter nach Maassgabe menschlicher Keime etwa 7 Tage oder etwas mehr.

a) Das Chorion und die Zotten.

Die Gestalt der Fruchtblase war im frischen Zustande wahrscheinlich eiförmig, wurde jedoch infolge der Übertragung des uneröffneten frischen Uterus in Alkohol durch die Kontraktion der Uterusmuskulatur stark abgeplattet (Fig. 1—4, 10—11). Die normale Form dürfte derjenigen der Hylobates-Form A b entsprochen haben, welche, infolge Eröffnens des Uterus unmittelbar nach Erlegung der Mutter, keinerlei Druck ausgesetzt wurde (Fig. 19—20).

Etwa hundert Zottenbäumchen sind vorhanden, die in zwei Feldern dicht gedrängt stehen, zwischen denen nur vereinzelte Zöttchen sich vorfinden. Das grössere Zottenfeld, an 70 Zotten umfassend, überdeckt annähernd die Hälfte des Chorion in der Umgebung der „Embryonalblase“ (d. h. Keimschild nebst Dottersack); ihm gegenüber liegt das kleinere, nur 20 spärlicher verästelte und schmächtigere Zotten tragende Feld (Fig. 10—11).

Jedes Zottenbüschel steht mittelst der Syncytialschicht einiger peripherischer Ästchenenden, in Verbindung mit dem Uteringewebe, indes die meisten Äste frei in den intervillösen, mit Mutterblut erfüllten Raum hineinragen.

Bei zwei anderen Fruchtblasen des Hylobates, von denen die jüngere etwa 1—2 Tage, die andere 6 Tage älter sein mag, zählte ich ebenfalls ungefähr 100 Chorionzotten. Es ist daher wohl anzunehmen, dass die Gesamtzahl der Zotten schon während der ersten fünf Tage der Schwangerschaft angelegt wird; denn würden nach diesem Termin noch Zotten gebildet, so müssten hier und da ganz junge Sprossen zu finden sein, was nicht der Fall ist.

Auch die Anordnung der Zotten zeigt in diesen drei Keimblasen des Gibbon eine auffallende Übereinstimmung: im Bereiche des Keimes liegt das grössere Zottenfeld, ihm gegenüber das kleinere; zwischen beiden stehen nur einige vereinzelte Zotten.

Diese Verteilung der Zotten scheint daher für die jungen Fruchtblasen des Gibbon (und vermutlich auch des Orangutan) typisch zu sein und kann als Erbstück von den Vorfahren, nämlich den Schwanzaffen, betrachtet werden, deren Zottenbildung sich hier wiederspiegelt — allerdings mit zwei Modifikationen, welche durch die frühzeitige Umkapselung, die das Ei des Menschenaffen erfährt, hervorgerufen werden. Die Umkapselung bewirkt nämlich erstens, dass das Chorion auch zwischen den zwei Zottenfeldern mit dem Muttergewebe in Kontakt tritt und so Veranlassung findet zur Ausbildung vereinzelter Zotten in der interplacentaren Chorionzone, was für die Schwanzaffen nicht gültig ist; zweitens fällt das kleinere, dem Keim gegenüberliegende Zottenfeld bei den Anthropomorphen (und dem Menschen) gar bald der Resorption anheim, indem die Decidua capsularis der Fruchtblase keinen genügenden Boden zur weiteren Ausbildung der Zotten darzubieten scheint.

Diese Unterschiede der Placentation bei den verschiedenen Primaten lassen sich übersichtlich zusammenstellen. Es wird sich dabei zeigen, 1. dass die Neigung des Chorion, an prädisponierten Stellen Zotten zu bilden, sich vererbt, 2. dass die ererbten Zottenbildungen jedoch individuelle Reduktionen oder Modifikationen erleiden können und 3. dass an neuen Verwachsungsstellen des Chorion mit dem Uterus auch neue Zottenbildungen geschehen. In jedem Falle treten Zotten nur an solchen Stellen des Chorion auf, wo dieses in Verlötung mit dem Uteringewebe gelangt.

1. Schwanzaffen der alten Welt. An der Verwachsungsstelle der Eiblase mit dem Uterus entsteht immer zunächst das erste oder **primäre Zottenfeld,** das wohl als Erbstück des einzigen Zottenfeldes der amerikanischen Affen und der Affenvorfahren betrachtet werden darf. Bei allen Primaten ist es als homologes Gebilde anzusehen, da es stets in der Nachbarschaft des Keimes liegt. Anders steht es mit der zuerst enstandenen mütterlichen Placenta, die bald auf der dorsalen, bald auf der ventralen Uteruswand sich anlegt. Konsequent sollte man daher hier nur von einer

Homologie der Zottenfelder reden. Allerdings kann man die mütterlichen Placentarkissen, welche sich gleichörtlich in den Uteri ausbilden, ebenfalls für homologe Gebilde ansprechen, da ihre Lage während der Menstruation durch Ausbildung bestimmter „Haftflecke" präformiert wird. Aber für Gebilde wie die Placentarkissen, passt die der vergleichenden Embryologie entlehnte Bezeichnung „homolog" nicht recht, indem sie nur transitorische, lokale Gewebsdifferenzierungen eines reifen Organes darstellen und in ihrer Lage etwas variieren. Diese selbstverständliche Unterscheidung zwischen Homologie der Zottenfelder einerseits, der Placentarkissen anderseits ist natürlich stets im Auge zu behalten bei der Vergleichung der einzelnen Placentarformen im Kreise der Primaten. — Indem die Fruchtblase sich vergrössert, kommt das Chorion alsbald auch mit der, dem primären Zottenfelde gegenüberliegenden Uteruswand in Berührung, verschmilzt mit ihr und erzeugt ein zweites oder **sekundäres Zottenfeld.** Zwischen beiden Zottenfeldern bleibt ein ringförmiges Chorion laeve erhalten, das bis zur Geburt vom Uterusschleim umspült wird.

Der dauernde embryonale Nährapparat ist demnach eine Placenta bidiscoidalis.

Nur ganz ausnahmsweise unterbleibt die Bildung der sekundären Placenta. In zwei älteren Föten des Borneonischen Semnopithecus cruciger fand ich nur eine einzige primäre Placenta vor. Wahrscheinlich unterblieb die Anlage des zweiten Mutterkuchens, weil das Chorion nicht mit der der primären Placenta gegenüberliegenden Uteruswand in Kontakt gekommen war. Drei andere Föten dieser Affenart besassen die typische Placenta bidiscoidalis.

2. Menschenaffen (Gibbon und Orangutan). Es ist nicht zu bezweifeln, dass ebenso wie bei den Schwanzaffen, auch bei den Anthropomorphen zuerst ein **primäres** Zottenfeld angelegt wird, welches Veranlassung giebt zur Ausbildung einer scheibenförmigen Dauerplacenta. Indem das benachbarte Uteringewebe die Eiblase umbettet, kommt jedoch auch das **sekundäre** Zottenfeld zur Entfaltung, nebst vereinzelten Zöttchen zwischen beiden Feldern. So legen sich also auch hier, ebenso wie bei den östlichen Schwanzaffen, zwei Zottenfelder an — jedoch nicht auf den beiden gegenüberliegenden Wänden des Uterus, sondern in ein und derselben Wand und zwar, wie es scheint, allermeist in der ventralen. (In Figur 1 sind die Buchstaben H und V irrtümlicher Weise vertauscht.) Ohne Skrupel darf man das später entstandene Zottenfeld homologisieren mit dem sekundären der östlichen Schwanzaffen. Als Neuerwerb sind dagegen die vereinzelten kleinen Zottenbäumchen zu betrachten, die zwischen den beiden Feldern hervorsprossen.

Als typische Placentaranlagen sind für die Menschenaffen daher anzusehen: Placenta bidiscoidalis nebst Villi diffusi (tertiäre Zottenbildung) zwischen den Zottenfeldern während des ersten Schwangerschaftsmonats; — Placenta discoidalis (primaria) als embryonales Dauerorgan.

3. Mensch. Die Anlage des ersten oder **primären** Zottenfeldes vollzieht sich vermutlich auch beim Menschen in gleicher Weise wie bei den Affen; aber die **sekundären** und **tertiären Zotten,** welche mit der in Bildung begriffenen Decidua capsularis in Verbindung treten, zeigen hier schon die allerverschiedenste Anordnung, je nach der individuellen geweblichen Beschaffenheit der die Fruchtblase einbettenden Fruchtkapsel.

Als Typus der Placentaranlage der menschlichen Frucht ist demgemäss im allgemeinen die Placenta disco-diffusa für den ersten Schwangerschaftsmonat zu betrachten; ebenso wie bei den Menschenaffen bleibt jedoch nur die zuerst entstandene primäre Discoplacenta als embryonales Dauerorgan in Funktion.

Die mutmassliche Phylogenie der Primaten-Placenta wäre demnach folgende. Die Ausdrücke primäre und sekundäre Placenta sollen bedeuten:

primäre Placenta = primäres Zottenfeld nebst dem mit ihm verwachsenen mütterlichen Placentarpolster,

sekundäre Placenta = das am Gegenpol der Eiblase (Fruchtblase) sekundär entstandene Zottenfeld nebst dem mit ihm verwachsenen Placentarpolster.

	embryonales Dauerorgan	transitorisches, nur während der ersten Schwangerschaftsmonate funktionierendes Organ	
4. Mensch	ebenso ↑	plus variierend verteilten Zotten im Bereich der Decidua capsularis	
3. Menschenaffen	ebenso ↑	plus der sekundären ↗ Discoplacenta in der Decidua capsularis	plus Villi diffusi zwischen den beiden Discoplacenten
2. Östliche Schwanzaffen	ebenso, plus einer sekundären ↑ Discoplacenta		
1. Vorläufer der Affen u. amerikanische Affen	eine primäre Discoplacenta, an der Verwachsungsstelle der Eiblase mit dem Uterus gebildet		

Aus dieser Zusammenstellung lässt sich folgern, dass die Veränderungen, welche die Placentation der Primaten vom Schwanzaffen bis hinauf zum Menschen erfahren hat, einesteils auf der Fähigkeit des Chorion, an allen seinen Verwachsungsstellen mit dem Uterusepithel Zotten zu bilden, beruhen, andernteils von der Beschaffenheit des Muttergewebes abhängen. — Vererbt hat sich die **primäre Placenta durch**

die ganze Reihe der Primaten. Sie ist überall embryonales Dauerorgan geblieben. Die junge Eiblase verwächst — soweit bisher bekannt — stets in der Umgebung des Keimfeldes mit dem Uterusepithel, niemals an einer anderen Stelle.

Hier noch ein Wort über die morphologische Bedeutung der Decidua capsularis.

Bis vor kurzem hat man die Entstehung einer Decidua capsularis, wie sie beim Menschen vorkommt und nach meinen Befunden auch bei Gibbon und Orangutan auftritt, als wichtiges Unterscheidungskennzeichen gegenüber den Schwanzaffen, deren Fruchtblase nicht umkapselt wird, betrachtet. Seitdem jedoch die Vermutung, dass die Bildung einer Decidua capsularis durch eine Art Einbettung der jungen Eiblase in das Uteringewebe zustande komme, zumal durch eine sorgfältige Untersuchung von Peters ihre volle Bestätigung gefunden hat und nachdem ich die wallartige Erhebung des Uterusepithels rings um die Keimblase und die Lockerung des Uteringewebes rings um die Keimblase bei Schwanzaffen beobachten konnte, erscheint der Prozess der Umkapselung der Fruchtblase bei Menschenaffen und Mensch nur als eine intensivere, ausgiebigere Verwachsung.

Trotzdem behält natürlich die Ausbildung einer Fruchtkapsel eine hohe Bedeutung bei der Abschätzung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Menschenaffen zum Menschen. Sie erscheint als ein Fortschritt gegenüber der einfacheren flächigen Verwachsung. Und wenn auch bei Anthropomorphen und Mensch die der Decidua capsularis zugekehrten Zotten sehr bald der Resorption anheimfallen und dadurch das Gebiet der Nahrungszufuhr wieder beschränken, so ist doch durch die frühzeitige Umkapselung der Eiblase und allseitige Bespülung des Chorion mit Mutterblut wenigstens im Anfange der Entwickelung eine reichlichere Nahrungszufuhr zur Fruchtblase gewährleistet, als sie die Schwanzaffen erfahren.

b) Struktur des Chorion.

Die Struktur des Chorion und der Zotten des Hylobates A gleicht derjenigen der übrigen Affen und des Menschen aus ähnlichen Entwickelungszuständen. Das Lager distinkter Zellen des Chorionektoderms, die sogenannte Langhanssche Schicht oder das Chorionepithel, erscheint nur in den Zottenenden zu soliden Strängen angehäuft, ist im übrigen einschichtig. Hubrecht bezeichnete bekanntlich diese Schicht nach ihrer Funktion als Trophoblast, van Beneden u. a. nach ihrer Struktur als Cytoblast.

Ein mehrschichtiges, lockeres Mesoderm schmiegt sich der Innenfläche des Chorionektoderms an und breitet sich in den Zotten zu einem Polstergewebe aus, in welches später die Blutgefässe einwuchern.

Nirgends finde ich das Chorionepithel oder die LANGHANSsche Schicht mit dem Uteringewebe in Berührung, vielmehr zeigt sich dieselbe überall von der Plas-

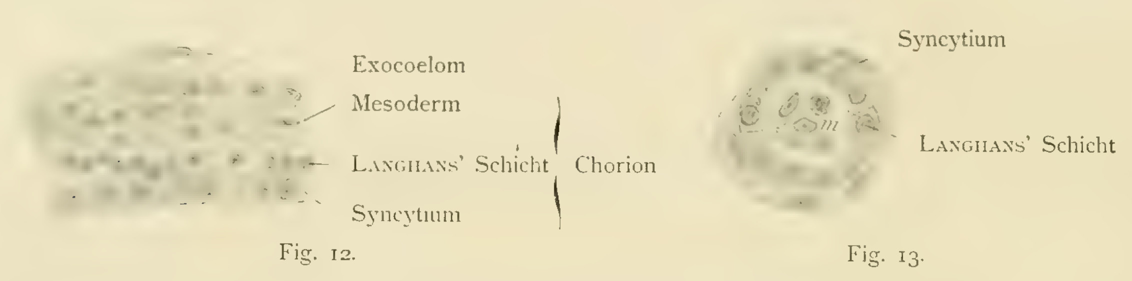
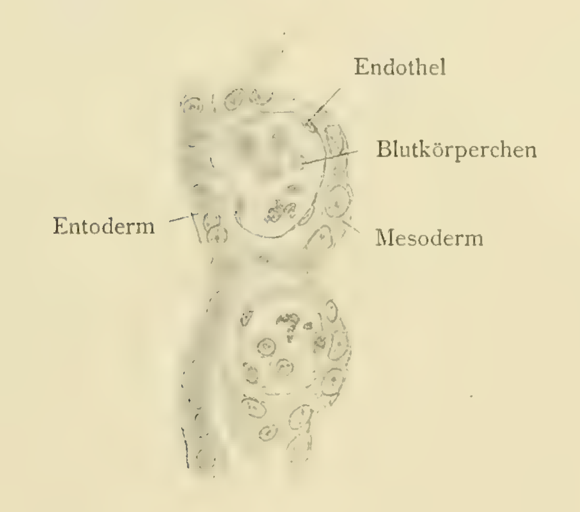


Fig. 12. Schnitt durch das Chorion. $^{460}/_{1}$. — Camera.

Fig. 13. Querschnitt durch eine Zotte. $^{460}/_{1}$. Das lockere Mesenchymgewebe ist etwas geschrumpft. — Camera.

modialschicht oder Syncytialschicht überlagert, die sich grösstenteils als flache, leicht tingierbare Plasmaschicht mit eingestreuten grossen Kernen darstellt, auf den Zottenenden sich aber massig vergrössert und strangartig, stellenweise hutpilzförmig oder schalenartig gegen das Uteringewebe vordringt; hier erreichen die Kerne häufig eine enorme Grösse. Aus zahlreichen Präparaten der verschiedensten Affenplacenten gewinne ich immer den Eindruck, dass hauptsächlich diese Syncytiumschicht es ist, der die Aufgabe zufällt, das Muttergewebe zu zerstören und den Zotten die Wege zu bahnen. Ich komme auf diese Verhältnisse zurück und begnüge mich hier, auf die Abbildungen der Tafel 11 und auf Fig. 28 hinzuweisen.



Schnitt durch die Wand des Dottersacks. $^{460}/_{1}$. — Camera.

Der histologische Bau der Placenten des Gibbon und Orangutan, verglichen mit demjenigen der Schwanzaffen und des Menschen, wird in einem späteren Kapitel behandelt.

c) Keimschild und Dottersack.

Umriss und Grundlinien der Abbildungen 14—18 sind nach dem unverletzten, in Toluol aufgehellten Objekte mittelst der Camera lucida entworfen; die Details wurden nach der Schnittserie eingetragen.

Die ganze Embryonalanlage ist mit seinem Kaudalende am Chorion festgehalten durch einen Haftstrang. His bezeichnete bekanntlich diesen Strang als Bauchstiel, eine Bezeichnung, welche sich lediglich auf ältere Embryonen bezieht. Die Entstehungsgeschichte zeigt nämlich, dass dieses Gebilde anfänglich nichts anderes ist als ein mesodermaler Amnion-Nabelstrang, der als solcher eine dorsale Lage zum Keimschild hat und erst allmählich in einen „Bauchstiel" übergeführt wird, indem sowohl Allantoisschlauch als Gefässe in ihn hineinwachsen, als auch der Embryo seine Lage ändert. Man könnte daher passender die Bezeichnung „Haftstiel" anwenden, doch gebe ich dem Hisschen Namen, der die Priorität hat, den Vorzug, solange es sich nicht um die jüngsten Keimesstadien handelt.

Der Keimschild hat birnförmigen Umriss (15); hinter dem Canalis neurentericus ist die Kaudalpartie ventral eingebogen und geht, sich umschlagend, in das Amnion über (14). Eine tiefe Medullarrinne, vorne nach rechts ausweichend, durchzieht den vorderen Teil der Keimscheibe. Die Markplatten sind lateral noch nicht vom Hornblatt abgesetzt. Nähere Details, als in den Abbildungen eingetragen sind, vermag ich nicht zu geben, da die Gewebe etwas geschrumpft waren und die Schnittrichtung leider nicht senkrecht, sondern schiefwinkelig gegen die Embryonalachse geführt wurde. Zur Kontrolle wurde aus Platten ein Modell in hundertfacher Vergrösserung hergestellt, welches sich mit den, nach dem unverletzten Objekte gezeichneten Bildern deckte.

Auffallend lang und weit ist der neurenterische Kanal; er besitzt eine Weitung von 0,06 mm.

Gefässanlagen finden sich ausschliesslich in der Wandung des Dottersackes, ganz in Übereinstimmung mit gleichalterigen, menschlichen Keimanlagen. Die Gefässe bestehen aus einem Endothelrohr und der Blutflüssigkeit mit kernhaltigen Blutkörpern (Fig. 13a).

In den Abbildungen 14 und 15 ist eine schlitzartige Einsenkung i des Chorion zu gewahren. Vielleicht muss diese Tasche als eine, der „Keimfeld-Entypie" (siehe weiter unten) nachfolgende Einstülpung des Chorionektoderms gedeutet werden. Man vergleiche die Figuren 22 u. 23, i.

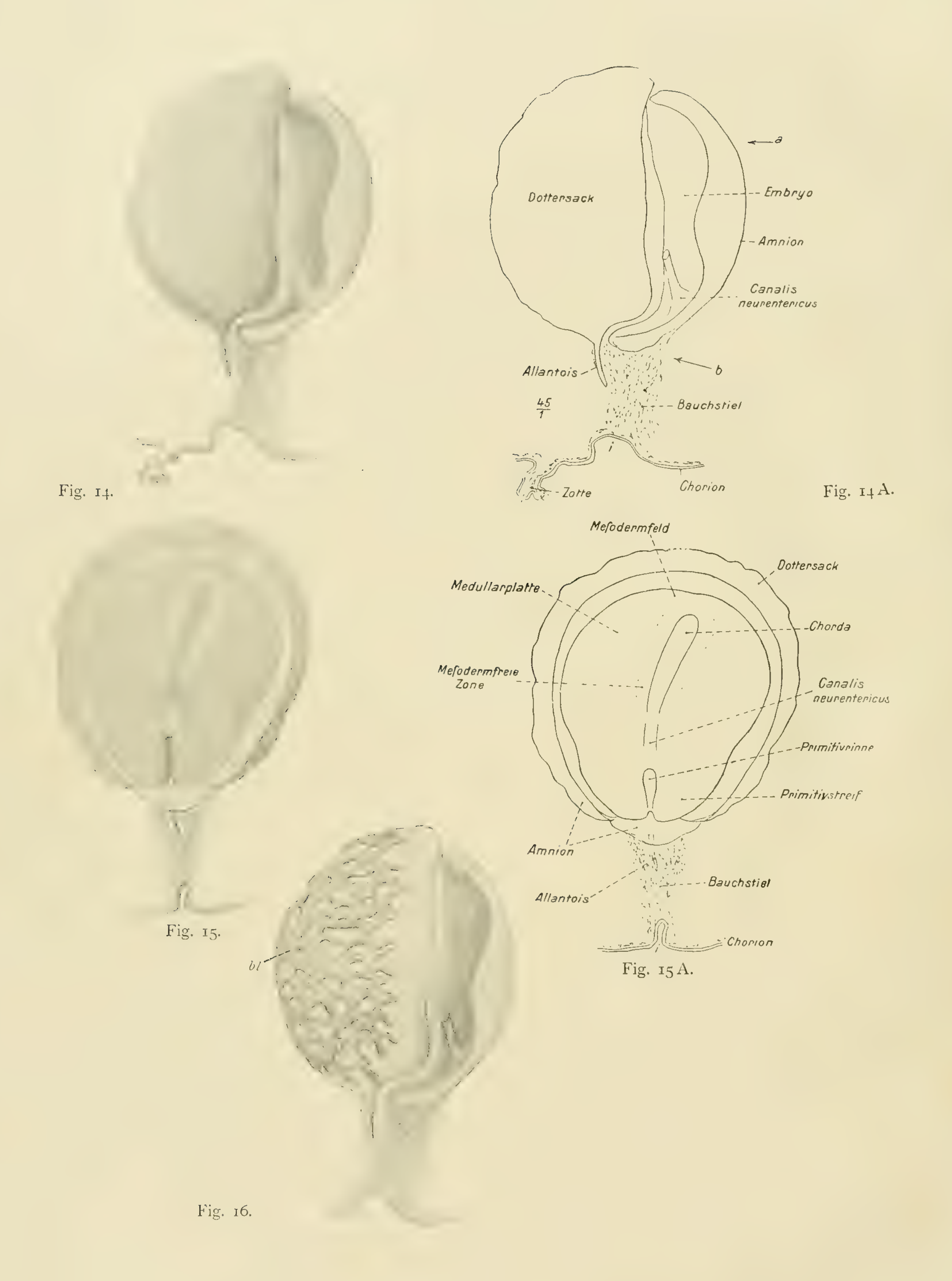


Fig. 14.

Fig. 14 A.

Fig. 15.

Fig. 15 A.

Fig. 16.

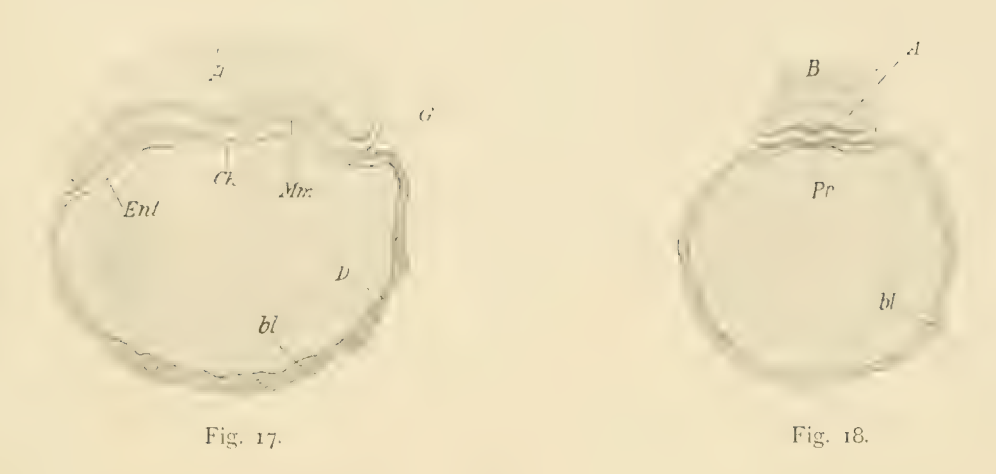


Fig. 17.

Fig. 18.

Figg. 14—18. Keim des **Hylobates concolor,** Embryo A, vom Bauchstiel getragen. — Vergrösserung 45. — Vergl. Fig. 10. — Die Umrisse sind nach dem unverletzten Objekt mittelst der Camera gezeichnet, die Details aus der Schnittserie rekonstruiert.

Figg. 14 u. 14 A. Seitenansicht. — Der Canalis neurentericus steht selbstverständlich mit dem Dottersack in direkter Kommunikation, was in den Zeichnungen nicht wiedergegeben werden konnte. Man vergleiche Fig. *d*, pag. 187. — *a* und *b* geben die Schnittrichtung der Figg. 17 und 18 an. — *i* Einsenkung des Chorion.

Figg. 15 u. 15 A. Dorsalansicht. — *i* Einsenkung des Chorion.

Fig. 16. Seitenansicht. — Die Gefässbahnen *bl* des Dottersacks sind mit Hilfe der Schnittserie rekonstruiert und eingetragen.

Fig. 17. Querschnitt des Keimes in der Pfeilrichtung *a* der Fig. 14 A. — Camera lucida.

Fig. 18. Ebenso, in der Pfeilrichtung *b*.

Erklärung zu Figg. 17—18:

A Amnion
B Bauchstiel (Haftstiel)
bl Blutgefässe des Dottersacks
Ch Chordaanlage
D Wandung des Dottersacks
Ent Entoderm
G Grenzfurche
Mm Mesoderm
Pr Primitivstreif.

Leider besitzen wir noch keine genauen Rekonstruktionsbilder der jüngsten, bisher beschriebenen menschlichen Keimschilder. Ich werde Gelegenheit nehmen, in einem späteren Hauptstück eine Anzahl Rekonstruktionsbilder junger Keime aller Primatenklassen zur Vergleichung nebeneinander zu stellen.

3. Hylobates-Embryo Ab.

(Hylobates Rafflesi, Is. Geoffr.). — Central-Sumatra.

Fig. 19—24.

Diese Fruchtblase kann kaum zwei Tage älter sein, als die soeben beschriebene **A**; das zeigen folgende Befunde:

Grösse der eiförmigen Chorionblase (ohne die Zotten) 8 : 11 : 13 mm.

Länge der Zottenbäumchen circa 1,5 mm.

Grösse der rundlichen Embryoblase circa 1,7 mm.

Drei Ursegmente sind angelegt;

Canalis neurentericus offen;

Primitivrinne vertieft;

Chorda dorsalis rinnenförmig;

Gefässe im Dottersack und im Chorion, jedoch noch nicht angelegt im Bereiche des Embryonalschildes;

Allantoisschlauch ein dünnes Röhrchen.

Der käuflich erworbene Uterus wurde offenbar in frischem Zustande geöffnet und infolge der Muskelkontraktionen etwas deformiert, was in der Zeichnung Fig. 10 ausgeglichen ist; die Deciduakapsel scheint aber ihre Normalgestalt beibehalten zu haben, sodass auch die Chorionblase ihre regelmässige Eiform bewahrte.

Die Festhaftung der jungen Keimblase geschah zweifellos nahe der Mitte der vorderen Uteruswand, also ähnlich wie die des Keimes A, nur ein wenig tiefer. (In der Buchstabenbezeichnung der Figur 1 sind leider die Buchstaben H u. V vertauscht.)

a) Das Chorion

unterscheidet sich nicht wesentlich von demjenigen des Embryo **A**. Zwei Zottenfelder lassen sich unterscheiden, ein grösseres, in dessen Randpartie noch der Keim liegt und

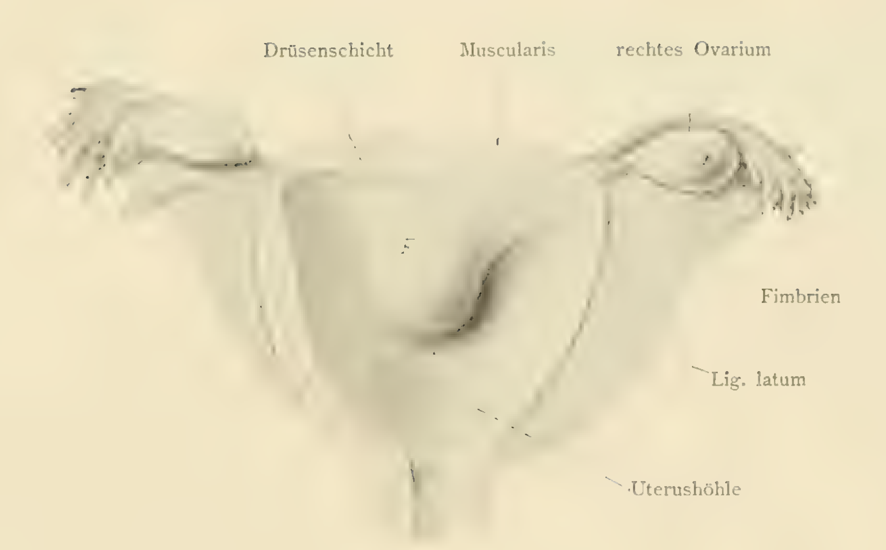


Fig. 19.

Hylobates Rafflesi. Embryo A b.

Fig. 19. Ventrale Uterushälfte, Innenansicht in nat. Grösse.

F Decidua capsularis. — Das rechte Ovarium zeigt die Narbe des geborstenen Follikels.

Fig. 20. Die Fruchtblase *Ch* ist plastisch gezeichnet, der Uterus im Dünnschnitt. Vergrösserung $^7/_2$.

Ar Arterie.

Bl Blutbahnen der Decidua capsularis.

Ch Chorion der Fruchtblase. — Vom Chorion ist ein Fenster ausgeschnitten, um die Lage des Keimes zu zeigen.

C Capsularis.

F Fundus uteri.

I Intervillöser Raum, mit Mutterblut erfüllt.

M Muscularis.

U Uteruslumen.

Z Das grössere,

Z' das kleinere Zottenfeld.



Fig. 20.

ein kleineres gegenüberliegendes, dem Fundus Uteri zugewandtes Feld; zwischen beiden stehen unregelmässig zerstreut etwa 24 Zotten. Die Gesamtzahl der Chorionzotten, die schon alle nahezu von gleicher Höhe sind, beträgt, ebenso wie beim Embryo **A** und **B**, etwa hundert. Es scheint demnach, dass die Zotten sich sehr frühzeitig, schon vor Ausbildung der Medullarwülste, in der vollen Anzahl anlegten, eine Annahme, welche durch das Fehlen von Zottenknospen bestätigt wird. Ein Schwund aller, der Decidua capsularis zugewandten Zotten scheint erst im zweiten Monat der Trächtigkeit zu beginnen.

Die Gestalt der Chorionzotten ist ausserordentlich wechselnd; eine typische Art der Verästelung ist aus der Abbildung 21 zu ersehen. Diese Zotte wurde unter dem binokularen Mikroskop vorsichtig lospräpariert und mit Hilfe der Camera lucida gezeichnet. Sieben oder acht Astenden waren durch die Syncytialschicht direkt mit dem Uterusgewebe verbunden; die übrigen Äste ragten frei in den intervillösen Lymphraum vor.



Fig. 21. **Chorionzotte** bei 30 maliger Vergrösserung. — *K* solide Knospe, welche noch kein Mesenchym enthält. — Camera.

Sämtliche Zotten waren vaskularisiert, die kleineren Äste derselben aber noch frei von Blutgefässen.

Der histologische Bau bot mir nichts neues. Man vergleiche hierüber die Zeichnungen der Chorionzotten des Embryo A und B. Die Plasmodialschicht oder das Syncytium überzieht auch hier als ein kontinuierliches Lager das Chorionepitel (LANGHANSsche Schicht) und vermittelt die Verbindung mit dem Bindegewebe des Uterus.

b) Embryonalschild und Dottersack.

Die vom Bauchstiel getragene Embryonalanlage wurde unter dem Binokularmikroskope bei auffallendem Sonnenlichte nebst einem Stück Chorion freipräpariert und mittelst der Camera lucida in verschiedenen Lagen genau gezeichnet. Erst dann wurde das Objekt in Schnitte, welche den Keimschild quer trafen, zerlegt und einige Details in die Camerazeichnungen nachgetragen. Die Abbildungen 22—24 sind demgemäss recht exakt.

Figur 22 stellt den Embryo nebst seinem Dottersack in der Profilansicht dar, Figur 24 in der Aufsicht bei durchfallendem Lichte. Durch Kombination dieser Zeichnungen mit Querschnitten Fig. a-d lässt sich folgendes Bild gewinnen.

Die Medullarplatten fassen eine tiefe Rinne zwischen sich, die dicht vor dem Canalis neurentericus unmerklich verstreicht, ohne sich zu gabeln. Eine Kopfdarmhöhle (Fig. a) ist bereits angelegt. Ebenso wie beim Embryo A ist der Schild eingebuchtet. Drei Urwirbel sind erkennbar.

In der Gegend des neurenterischen Kanals, der keinen Mündungswulst zeigt, biegt der Embryoschild bauchwärts ein, um allseitig in das Amnion überzugehen. Man vergleiche Fig. 14 A auf Seite 180.

Der Dottersack zeigt nahe dem Randwulste eine ziemlich glatte Oberfläche; der grösste Teil erscheint jedoch gewulstet und auf seinem, vom Embryo abgewandten Drittel mit Warzen und Zotten unregelmässig besetzt, ähnlich wie dies auch bei manchen anderen Säugetier-Embryonen beschrieben ist; diese Zottenbildung ist keinesfalls eine konstante Erscheinung. Wie Querschnitte lehren, enthalten alle diese Auftreibungen und Zotten weite Blutbahnen mit zahlreichen Blutkörperchen. Um die Ausbreitung dieser Gefässe, deren Wand von einem Endothel gebildet wird, zur Anschauung zu bringen, habe ich eine Rekonstruktionszeichnung angefertigt. Abbildung 23 stellt die Blutbahnen auf der linken Hälfte des Dottersacks dar. Die äussere Dottersackwand ist in dieser Figur nicht eingetragen. Dünne blinde Gefässschläuche ragen gegen den Randwulst vor. Das Kaudalende des Embryos sowie den Allantoisschlauch umfassend, treten zwei Gefässstämme, Sinus veineux ombilical ensiforme nach Eternod[1]), in den Bauchstiel ein und vereinigen sich zu einem weiten Gefässe, welches sich über das ganze Chorion weiter verästelt und auch in die Zotten Gefässschlingen entsendet. Im Gebiete des Embryonalschildes ist jedoch noch nichts von Gefässen zu entdecken, als der Ort, wo die Anlage des Herzens (Fig. b, H) vor sich gehen wird.

c) Der Haftstiel (Bauchstiel), Fig. 22—23,

bedarf besonderer Erwähnung. Er besteht aus Mesenchymzellen des Amnion und schliesst in sich 1. ein Divertikel des Dottersacks oder den Allantoisschlauch, 2. die Dottervenen und einige ihrer Verästelungen und 3. ein isoliertes, hohles, wurstförmiges Gebilde a, welches vermutlich ein eingestülptes und danach abgeschnürtes Stück der Chorion-

[1]) Eternod, Premiers Stades de la circulation sanguine dans l'œuf et l'embryon humains. Im Anatomischen Anzeiger XV. No. 11—12. 1898. Seite 181—189.



Fig. 22.

Fig. 24.

G
Gefässe des Dottersacks
E
A
Uw
Gefässe des Chorion
Canalis neurentericus
V
Bauchstiel.
m
m
J
W
Z

Fig. 23.

Gemeinsame Bezeichnung.

A Amnion.

a im Mesenchym eingebetteter Schlauch, vermutlich ein abgeschnürtes Stück des ektodermalen Chorion.

All Allantois.

B Bauchstiel.

bl Blutgefässe des Embryo.

Ch Chorda.

Cn Canalis neurentericus.

D Dottersack.

Dh Höhle des Dottersacks.

E Embryonalschild.

Ent Entoderm.

G Grenzfurche.

H Herzanlage.

I Intervillöser Raum.

Kd Kopfdarmhöhle.

m Mesenchym.

Md Medullarplatte.

Uw Urwirbel.

V Venae.

W Zottenwand.

X zottige Wucherung des Dottersacks, in das Exocölom vorragend.

Z Chorionzotten.



Fig. a.

Fig. b.

Fig. c.

Fig. d

Hylobates Rafflesi. Embryo **A b.**

Erklärung von Figg. 22—24, a—d.

Alle Abbildungen in ca. 40facher Vergrösserung.

Fig. 22. Keimschild mit Amnion und Dottersack, seitliche Ansicht. Das Chorion ist im Schnitt gezeichnet.

Fig. 23. Dasselbe mit den Blutgefässen des Dottersacks und des Bauchstiels. In den Zotten ist zufällig kein Gefäss getroffen.

Fig. 24. Der Keimschild in der Rückenansicht.

Figg. a—d. Querschnitte in der Richtung der Pfeile a—d der Fig. 22.

Fig. 22 und 24 wurden nach dem unverletzten, in Toluol aufgehellten Objekte mittelst der Camera lucida in Umrissen gezeichnet und nach der Schnittserie ergänzt. Die Blutbahnen der Figur 23 sind aus den Schnitten rekonstruiert.

wandung darstellt; die Zellen dieses Schlauches zeigen nämlich gleiche Grösse und Beschaffenheit wie die Langhans schen Zellen des Chorion und weisen auch einen Innenbelag abgeplatteter Kerne, die der Syncytialschicht zugehören dürften, auf. Auch die Lagerung dieses Schlauches spricht für diese Deutung, desgleichen die ähnliche, taschenartige Bildung in der Keimanlage A (Fig. 14 A und 15 A, i), welche hier allerdings nicht zur Abschnürung gelangt ist. Über die mutmassliche Entstehung dieser Reste des ektodermalen Amnionnabelstrangs ist im fünften Abschnitt, welcher über die „Entypie des Keimfeldes" handelt, berichtet.

4. Beschreibung einiger Keime der Schwanzaffen.

Da mir einige sehr junge Eiblasen des Gibbon und Orangutan durch Schiffbruch verloren gegangen sind, bevor ich Gelegenheit gefunden, sie zu untersuchen, so will ich — als einen leider ungenügenden Ersatz — hier mehrere frühe Entwickelungsstadien altweltlicher Schwanzaffen beschreiben, die wohl geeignet sind, einige Rückschlüsse auf Anlage und Form der Keimschilder bei den Menschenaffen zu machen.

Denn obwohl sich Menschen- und Schwanzaffen durch die Art der Placentation sehr wohl unterscheiden, so weisen alle mir zur Verfügung stehenden Embryonalanlagen beider Gruppen eine so überraschende und bedeutungsvolle Übereinstimmung auf, dass auch die voraufgehenden Entwickelungsstadien nicht allzu verschieden sein dürften. Diese Vermutung findet eine starke Stütze in der Thatsache, dass die jüngsten bisher bekannten menschlichen Keimscheiben von den gleichalterigen der Schwanzaffen kaum zu unterscheiden sind, weder in Lagerung noch in Form.

Die Besprechung mehrerer sehr jungen Keime der niederen Affen, nämlich eines Semnopithecus nasicus aus Borneo, den ich selbst erbeutete, sowie zweier Keimanlagen des Cercocebus cynomolgus von der Insel Banka, welche ich der ausserordentlichen Güte meines treuen Freundes Prof. Dr. A. A. W. Hubrecht verdanke, scheint daher hier wohl am Platze. Zugleich füge ich einige Bemerkungen über den histologischen Aufbau der Placenta schon an dieser Stelle hinzu, soweit die Abbildungen, welche hauptsächlich die Lage des Keimes darzustellen bestimmt sind, hiezu auffordern. Die Vergleichung der Placentation bei Affe, Menschenaffe und Mensch erfordert ein besonderes Kapitel.

A. Keim S des Semnopithecus nasicus (Nasenaffe).

Taf. 11, Fig. A—G, 25—26.

Diese Keimanlage ist die kleinste von allen bisher aufgefundenen Primaten-Keimen; sie ist noch jünger als die unlängst von PETERS beschriebene menschliche.

In Abbildung 25 ist die Innenfläche der ventralen Uterushälfte dargestellt, welcher das, von einer ringförmigen Verdickung der Schleimhaut (W) umlagerte Frucht-

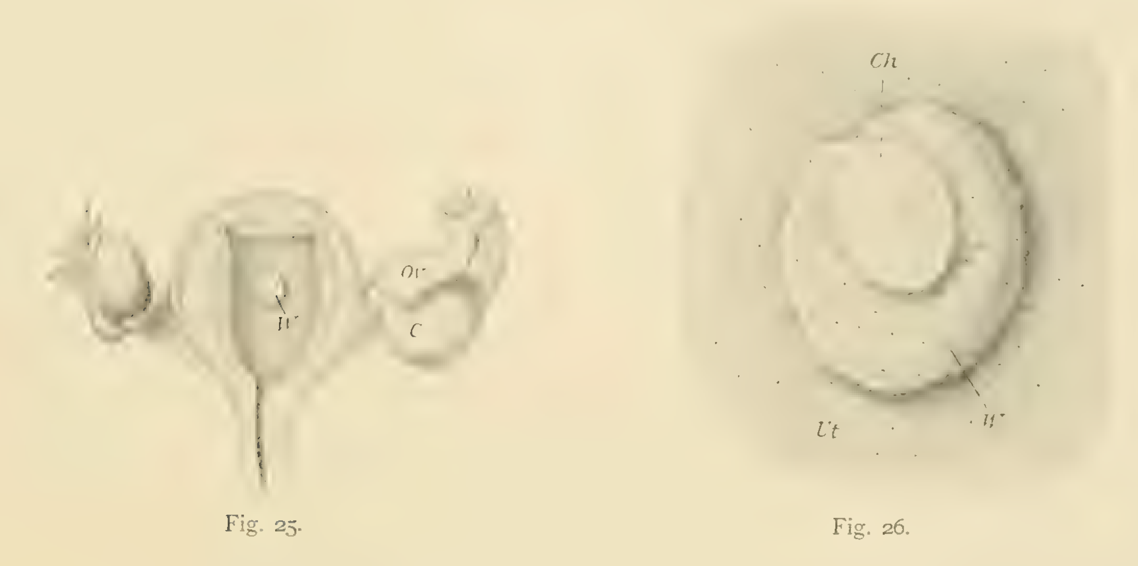


Fig. 25. Fig. 26.

Fig. 25. Ventrale Hälfte des Uterus, Innenansicht. 1/1. — *Ov* rechtes Ovarium, *W* wallartige, die Fruchtblase umringende Erhebung der Uterusschleimhaut.

Fig. 26. Fruchtblase nebst Umgebung, bei 10facher Vergrösserung. — *Ch* das Chorion der Fruchtblase. Der rundliche Fleck kennzeichnet als verdickte Partie des Chorionektoderms die Anlage der sekundären Placenta. *W* ringförmige Verdickung der Uterusschleimhaut. *Ut* Fläche des Uterusepithels. Die Punkte bezeichnen die Ausmündungsstellen der Uterindrüsen.

bläschen aufgewachsen ist. Figur 26 stellt die Fruchtblase Ch nebst Umgebung bei zehnfacher, Figur A der Tafel 11 einen Querschnitt durch Fruchtblase und Epithelwall bei hundertfacher Vergrösserung dar.

Nach der lückenlosen Schnittserie sind die Figuren F und G rekonstruiert.

Wie die Abbildungen lehren, ist nur die erste oder primäre Placenta angelegt. Als Andeutung der zweiten oder sekundären Placenta mag die Ektodermverdickung der frei ins Uteruslumen ragenden Chorionfläche (V der Fig. A auf Tafel 11) betrachtet werden. Ob diese lokale Verdickung, die in Fig. 26 als rundliche Scheibe zu erkennen ist, bereits mit dem ihr gegenüberliegenden Uterusepithel in Verlötung

getreten war, ist mir sehr unwahrscheinlich; eine Serie von Dünnschnitten durch die ventrale Uteruswand liess nirgends Spuren einer solchen Verwachsung erkennen; doch war auch ein „Haftfleck“ nicht aufzufinden.

Ein aus Platten hergestelltes Modell lässt etwa 20 grössere und 30 kleinere Chorionzotten erkennen, alle von verschiedenster Form. Die Unregelmässigkeit in der Gestalt der jungen Zotten ist kennzeichnend für den Nasenaffen, während z. B. die Zotten des Javaaffen (Cercocebus cynomolgus) sich immer als lange glatte Schläuche anlegen (Fig. 28), um sich erst später zu verästeln.

Das Chorion besteht aus dem ektodermalen Chorionepithel (Langhans'sche Schrift), das grösstenteils einschichtig ist und nur an den Enden der Zottenäste zu einem vielschichtigen Vollgewebe anschwillt und aus dem inneren Mesenchymbelag, der im Haftstiel und als Zottenfüllung polsterartig sich verdickt, im übrigen durchweg einschichtig verläuft.

Im ganzen Bereiche des Zottenfeldes ist das Chorionepithel von der **Syncytialschicht** oder Plasmodialschicht überzogen, so zwar dass das Epithel des Chorion nirgends mit dem übrigen Uteringewebe in direkter Berührung steht: das Syncytium trennt beide (Taf. 11, A; die violette Schicht). Das Plasma des Syncytiums wird durch Farbstoffe intensiv tingiert und ist durch diese Eigenschaft leicht erkennbar. Die eingestreuten Kerne sind durchgehends grösser, zum Teil ausserordentlich viel umfangreicher als die Kerne des Chorionepithels; in den Kernen finden sich fast ausnahmslos zwei Nucleoli. — Das Syncytium stellt grösstenteils einen dünnen Überzug des Zottenfeldes von etwas wechselnder Dicke dar, in der Weise, dass die eingestreuten Kerne sich nirgends überlagern; nahe den Zottenenden und auf den jungen Zottensprossen verdickt sich das Syncytium jedoch zu einem ganz unregelmässig gestalteten Belag oder erhebt sich zu Auswüchsen verschiedenster Form, weist hier und da auch blasenförmige Hohlräume auf, um auf den peripherischen Zottenenden sich zu selbständig wachsenden, bisweilen hutpilzförmig oder plattenartig gestalteten Fortsätzen zu vergrössern. In der sehr jungen Placentaranlage eines Javaaffen (Fig. 28, rechts, Sy') waren alle diese Fortsätze zu einer einzigen zusammenhängenden Syncytialplatte verschmolzen, deren Kontinuität sich allein durch die erweiterten, mütterlichen Blutbahnen unterbrochen zeigte!

Über die Herkunft des Syncytium habe ich keine Auskunft erhalten. Sehr beachtenswert scheint mir jedoch folgender Befund, der zur Lösung dieser vielfach diskutierten Frage vielleicht beitragen kann.

Die Abbildungen 25 und 26 lassen eine ringförmige, wulstartige Erhebung der Uteruswand erkennen, welche die Fruchtblase umlagert. Dünnschnitte lehren, dass dieser





Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.



Fig. F. Fig. G.

Erklärung von Tafel II und Figur F und G.

Semnopithecus nasicus, von Borneo.

Fig. A. Schnitt durch die Fruchtblase nebst Umgebung. $^{100}/_{1}$. Die Abbildung ist aus mehreren benachbarten Schnitten zusammengestellt.

E Keimschild, *Ex* Exocölom, *m* Mesenchymgewebe der Fruchtblase, *Sy* Syncytium (violett), fast alle Kerne mit zwei Nucleolen. *U* Uteruslumen, *V* Verdickung des Chorionektoderms (Anlage der sekundären Placenta). *W* Einwucherndes Uterusepithel, *W'* dasselbe zu „Zellennestern" abgeschnürt. *Z* Zotten des Chorion. Das gesamte Ektoderm der Fruchtblase ist gelb.

Fig. B. Querschnitt durch den Keim. $^{400}/_{1}$. — Vergl. Fig. G.
Ma Amnionmesoderm, *m* Mesodermlager des Dottersacks.

Fig. C. Wucherungen des Uterusepithels. $^{450}/_{1}$
B Bindegewebe, *Ue* Uterusepithel, *x* Einstülpungsort, *W* Epitheltasche.

Fig. D. Ein Zellennest, in Umwandlung begriffen. $^{650}/_{1}$.
B Bindegewebszellen, *W"* siehe Fig. A.

Fig. E. Inhalt des intervillösen Raumes. $^{350}/_{1}$.
Bl mütterliche Blutkörper, *L* mütterliche Leukocyten, *V* freischwimmende, vergrösserte Kerne.

Fig. F. Der Keimschild in Dorsalansicht. $^{150}/_{1}$.
K Keimschild, *A* Amnion.

Fig. G. Derselbe in Seitenansicht. $^{150}/_{1}$.
K Keimschild, noch ohne jede direkte Verbindung mit dem Dottersack. *D* Dottersack. *H* Haftstiel (späterer Bauchstiel), aus Mesenchymgewebe bestehend.

Wulst lediglich durch Wucherungen des Uterusepithels gebildet wird (Tafel 11, Fig. A und C). Am Rande des Walles oder Wulstes zeigen sich hunderte von taschenartigen Einsenkungen des Uterusepithels, während im allgemeinen das Epithel in Gestalt solider Zellenzapfen sich ins Innere vorschiebt. Die Randpartien des Ringwulstes sind zweifellos die jüngeren; es ist daher wahrscheinlich, dass die Epithelwucherungen typisch als Einstülpungen beginnen und dann noch einige Zeit lang als solide Stränge weiterwachsen. Stets zerfallen diese Epitheltaschen und Stränge alsbald in kugelige Nester, indem Blutkapillaren und Bindegewebszüge sie umschachteln (Tafel 11, Fig. A und D — ferner Figur 29).

Solche **„Zellennester"**, wie ich sie nennen will, konnte ich ebenfalls in den Placentaranlagen anderer Schwanzaffen, sowie das Gibbon mit Sicherheit nachweisen und es sei nebenbei erwähnt, dass die Abbildungen und Beschreibungen, welche PETERS[1]) von einer jungen, menschlichen Placenta giebt, auf das Vorhandensein derselben auch beim Menschen hindeuten!

Es kann kein Zweifel aufkommen, dass das Uterusepithel sich wirklich am Aufbau des jungen Placentarkissens beteiligt! In zahlreichen Schnitten von 3—5 Mikra Dicke finde ich bei verschiedenen Arten von Schwanzaffen stets die gleichen Bilder. mit dem Unterschiede, dass der Epithelwall bei der einen Species ausgedehnter ist als bei der anderen, und dass die Höhlungen in den Epithelnestern sich bald längere Zeit (Cercocebus), bald kürzere Zeit (Nasenaffe) zu erhalten pflegen.

Das Schicksal der Zellennester und ihrer Elemente, der **Nesterzellen** zu verfolgen, ist mir leider noch nicht gelungen, weil mir die erforderlichen, älteren Placenten fehlen; doch hoffe ich binnen kurzem diese nicht unwichtige Frage lösen zu können. Ich erwähne hier nur die Umgestaltungen, welche die Zellennester in den abgebildeten Placenten aufweisen.

Nester, welche in die Nähe der Zotten, d. h. in die Nähe der sie überziehenden Plasmodialschicht gelangt sind infolge der Ausbreitung des Zottenfeldes, zeigen mehrfach Zellteilungsfiguren. Einige Nester sind in Zerfall begriffen; das sie umgebende Bindegewebe hat sich gelockert und die einzelnen Nesterzellen haben sich voneinander getrennt. Wieder andere Nester wandeln sich deutlich in ein Syncytium um, indem die Zellgrenzen schwinden, die Kerne sich enorm vergrössern und das Plasma an Masse zunimmt und intensiv tingierbar wird. Diese Umwandlungen der Nesterzellen sind zumal in den Placenten des Cercocebus sehr deutlich zu verfolgen (Fig. 28 und 29).

[1]) Hubert PETERS. Über die Einbettung des menschlichen Eies und das früheste, bisher bekannte menschliche Placentationsstadium. Mit 14 lithographierten Tafeln und einer Abbildung im Text. Leipzig und Wien. Franz Deuticke. 1899.

Da Nesterzellen sich in Syncytiumklumpen umwandeln können, so tritt die Vermutung nahe, es möge auch das Zottensyncytium direkt dem Uterusepithel entstammen. Ob nun diese Vermutung richtig ist, oder ob aus dem wuchernden Uterusepithel die „Rundzellen„ oder die „Deciduazellen“ abzuleiten sind. oder ob die Nesterzellen bald zu Grunde gehen und wesentlich nur die Lockerung des Placentarkissens zu bewerkstelligen haben — jedenfalls spielt das Uterusepithel bei den Primaten, ebenso wie dies bei einigen anderen Säugetieren bekannt ist, seine Rolle während der frühesten Stadien der Placentation!

Sehr beachtenswert ist in dieser Beziehung die Entdeckung Hofmeiers[1]), dass in der Nachbarschaft des angehefteten menschlichen Eies sich das Uterusepithel in ein Syncytium umwandelt.

Um Missverständnissen vorzubeugen, will ich das Syncytium, welches dem Zottenfelde aufliegt, als Zottensyncytium, die den Zellennestern entstammenden Syncytialklumpen als Nestersyncytien unterscheiden.

Erwähnt sei noch die verschiedene Beschaffenheit des Placentarhofes, welcher die Fruchtblase umgiebt. Beim Nasenaffen erscheint der Epithelwall sehr umfangreich; beim Cercocebus ist er weniger ausgedehnt, aber in sehr weitem Umkreise treten dafür beetartige Auftreibungen hervor, die durch ödematöse Durchtränkung der Bindegewebsschicht erzeugt wurden (Fig. 27 und 28). Letztere fehlen dem Nasenaffen.

Was die funktionelle Bedeutung des Zottensyncytiums betrifft, so glaube ich, dass dieselbe eine zweifache ist, nämlich sowohl die Uteringewebe zu zerstören, als die Nahrungsaufnahme für den Embryo zu vermitteln. Zerstörung der mütterlichen Gefässwandungen lässt sich z. B. aus meinen Präparaten deutlich ablesen. — Auch die Nestersyncytien erfüllen, wie ich glaube, die Aufgabe der Zerstörung des Uteringewebes. Eingeleitet und vorbereitet werden Abbau, Umbau und Neubau der Placentargewebe zumal durch die Schwellung der Blutgefässe und die seröse Infiltration des Bindegewebes während der Menstruation und nach der Festhaftung der Eiblase an der Uteruswand.

So sehr schon die hier erwähnte Beschaffenheit der Placentaranlagen der Genera Cercocebus und Semnopithecus zu einer Vergleichung mit der Placentation verwandter Säugetiere einladet, so will ich diese Diskussion auf ein späteres Kapitel verschieben, da meine Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind. Doch möge wenigstens eine Aufzählung derjenigen Gewebselemente hier Raum finden, welche ich in den hier abgebildeten Placenten vorfinde.

[1]) Zeitschr. f. Geburtshilfe u. Gynäkologie. XXXV, Heft 3.

Gewebselemente der Placenten Taf. 11, A und Fig. 28.

1. Uterusepithel,
   in normaler Form, zum Teil infolge ödematöser Durchtränkung der Bindegewebsschicht abgehoben (Fig. 28);
   in Taschen- oder Strangform in das Bindegewebe einwuchernd und Zellennester bildend;
   Drüsengänge, im Zottengebiete zerfallend, in den tieferen Lagen normal.
2. Bindegewebszellen,
   meist spindelförmig, stellenweise vergrössert, polymorph;
   in Zerfall begriffen, zumal wo sie sich im Kontakt mit Syncytien befinden,
   in der Umgebung der Zellennester diese umkapselnd (Taf. 11, Fig. A, C, D);
   gelockert durch ödematöse Infiltration (Fig. 28).
3. Arterien mit Adventitia, sehr spärlich vorhanden.
4. Venen und Kapillaren, wohl sämtlich erweitert, mit einfacher Endothelwandung,
   im Bereiche des Zottenfeldes ist die Wandung zum Teil zerstört, sodass das Mutterblut direkt in den lakunären, intervillösen Raum sich ergiesst;
   Gefässendothelien, sind zum Teil zu kubischen Zellen angeschwollen, in Berührung mit Syncytien in Zerfall begriffen.
5. Mütterliches Blut,
   in den Arterien, Venen und Kapillaren normal;
   im intervillösen Raume finden sich neben den normalen Blutelementen zahlreiche Zerfallprodukte von Zellen. Von mehreren Forschern ist darauf hingewiesen, dass der intervillöse Raum junger menschlicher Placenten nicht vollständig mit normalem Mutterblut erfüllt ist, sondern auch viel Plasmagerinnsel mit zerfallenden Zellen und Zellresten enthält, was auf eine Stauung der intervillösen Flüssigkeit hinweist. Im Einklang damit steht die Beobachtung, dass in der Nähe des Zottengebietes nur spärliche Arterien angetroffen werden, dagegen zahlreiche erweiterte Venen und Kapillaren (Fig. 28, sekundäre Placenta);
   Leukocyten, eingelagert in die Bindesubstanz.
6. Ob auch das Zottensyncytium zu den Placentargeweben der Mutter zu rechnen sei, wird die Zukunft entscheiden. Im Plasma desselben finden sich hier und da die gleichen Zellenreste aufgenommen, wie sie auch im Zottensyncytium angetroffen werden.



Fig. 27.

Fig. 27. **Cercocebus cynomolgus.** Embryo **Ca.** Der Uterus ist aufgeschnitten und auseinander geklappt, in doppelter Naturgrösse. Rechts die ventrale, links die dorsale Uterushälfte. — Beim Eröffnen ist das kleinere Zottenfeld von der Dorsoplacenta *P* abgerissen; Figur 26 veranschaulicht die natürlichen Verhältnisse. Dorso- und Ventroplacenta sind von ödematösen beetartigen Erhebungen der Uterusschleimhaut umgeben.

Ch Chorion der Eiblase. Der Umriss des sekundären Zottenfeldes erscheint in der Autotypie leider verwaschen; nach der Abbildung Fig. 28 ist er jedoch leicht zu ergänzen.

Dr Drüsenschicht — *ov* rechter Eierstock
Lg Ligamentum latum — *P* Dorsoplacenta (sekundäre Placenta).

Über die Gestalt der **Keimanlage** geben die beigefügten Abbildungen der Tafel II und Figur F und G Aufschluss.

Der Keimschild K ist flach, von birnförmigem Umriss. Eine quere Einkerbung durchzieht ihn. Von einem neurenterischen Kanal ist noch nichts zu entdecken und der ektodermale Keimschild steht noch ausser direkter Verbindung mit dem Dottersack D. An den Rändern schlägt sich der Schild in das geschlossene Amnionektoderm A um, welches sich linksseitig und dorsal zipfelartig in die grösste Zotte — offenbar die zuerst entstandene — verlängert.

Der Dottersack ist ein winziges, 0,065 mm grosses, rundliches Bläschen. Ich

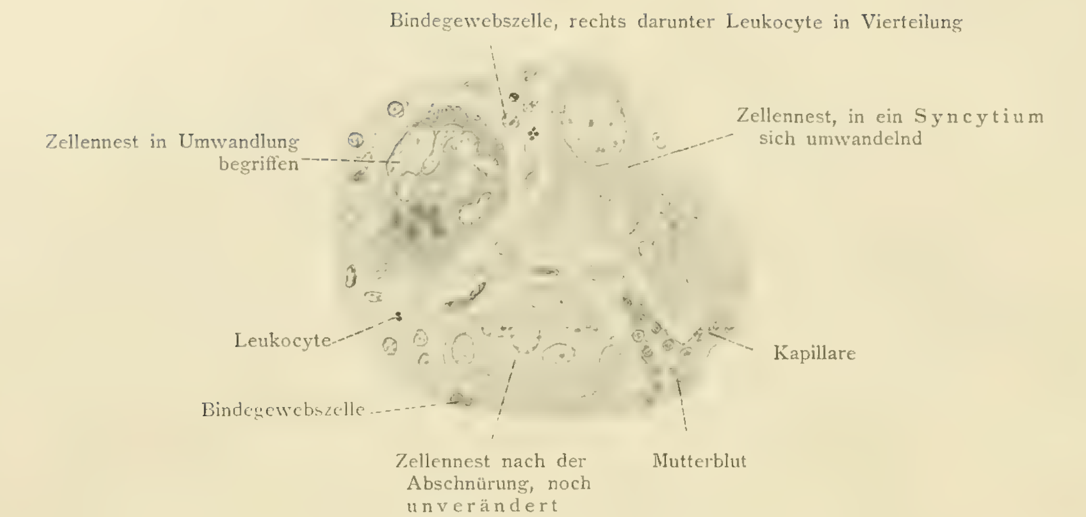


Fig. 27a. Drei Zellennester der Fig. 28 bei 200 maliger Vergrösserung. Dünnschnitt. — Camera.

hatte dasselbe, da es kollabiert war, anfänglich übersehen und in einer vorläufigen Mitteilung als Primitivrinne gedeutet[1]), später jedoch diesen Irrtum verbessert[2]).

Das Mesoderm (Tafel 11, Fig. A und B) überzieht als dünner, einschichtiger Zellenmantel das Entoderm und begleitet auch zum Teil das Amnionektoderm in dieser Form, verdickt sich aber um dessen Zipfel zu einem lockeren Polster, zum Haftstiel oder späteren Bauchstiel (H in Figur G). Zwischen Keimschild und Dottersack fehlt das Mesoderm noch fast ganz; nur nahe dem Hinterende der Keimscheibe bildet es ein geschlossenes Lager (Tafel 11, Fig. A).

Über die eigentümliche Lagerung des Keimes und über die sonderbare Gestalt des Amnion giebt der fünfte Abschnitt Aufschluss.

B. Keim Ca des Cercocebus cynomolgus.

Fig. 27—31.

Etwa zwei bis drei Tage älter als der Keim S, mag die hier zu erwähnende Fruchtblase Ca sein. Ich verdanke das Präparat meinem Freunde Hubrecht.

Zu der primären hat sich bereits die sekundäre Placenta gesellt (Fig. 28).

1) Biologisches Centralblatt XVIII, Nr. 15, 1898, pag. 551—6.
2) Ebenda, Nr. 22.

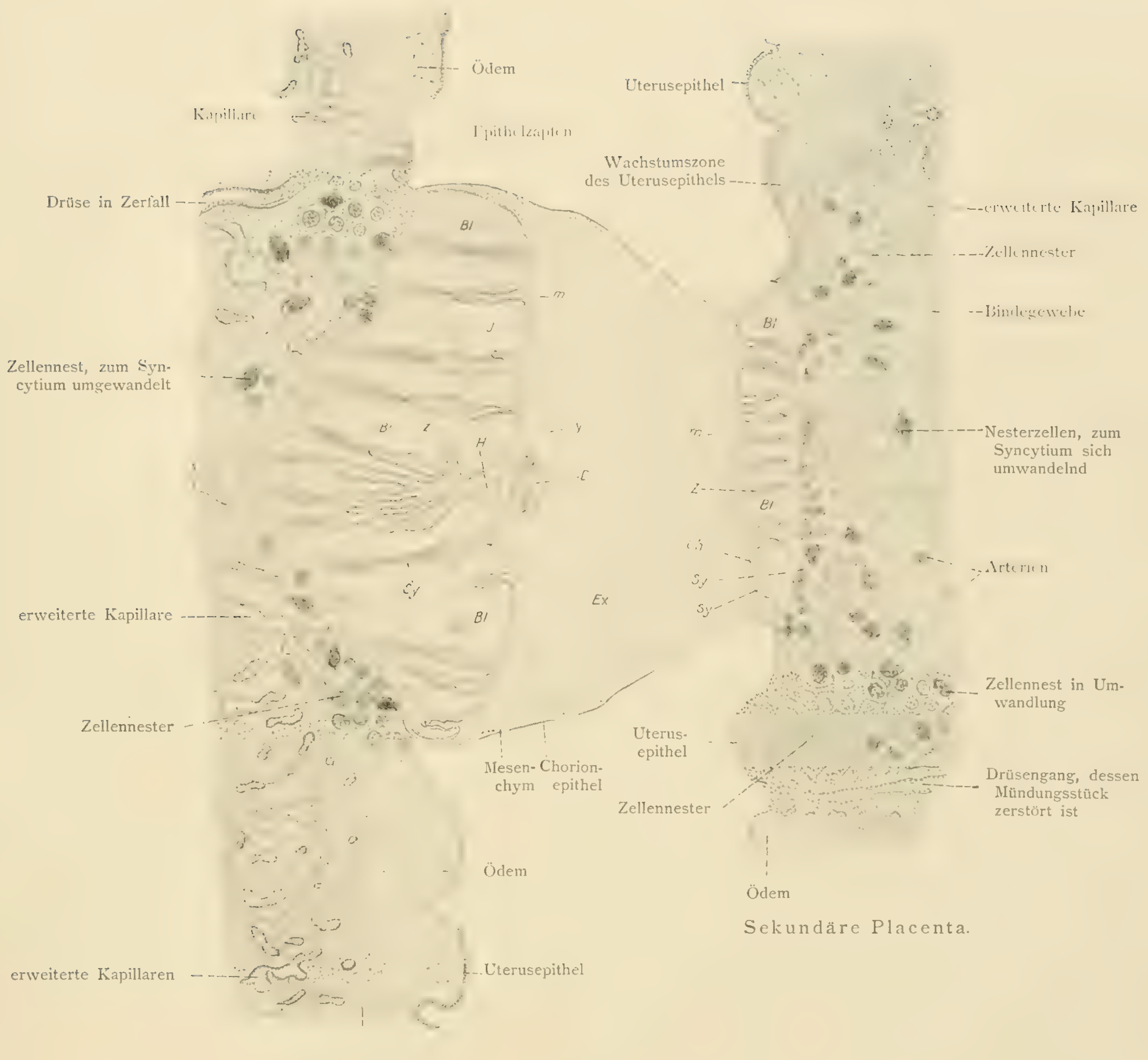


Fig. 28. **Cercocebus cynomolgus. Ca.** Fruchtblase nebst angrenzender Uteruswand im Dünnschnitt, in 33maliger Vergrösserung. — Camera. — Die Zellkerne sind verhältnismässig etwas zu gross gezeichnet, im übrigen ist die Zeichnung nicht schematisiert! — Vergl. Tafel 11.

Bl mütterliches Blut; die Blutkörper sind nur angedeutet. *Ch* Chorion, *D* Dottersack, *Ex* Exocölom, *H* Mesenchym, welches sich zum Haftstiel (Bauchstiel) des Embryos umbildet. *I* intervillöser Blutraum, *m* Mesenchym des Zottenchorion, *Sy* Syncytium, *Sy'* (rechts unten im Zottenfeld der sekundären Placenta) zusammenhängende Syncytium-Platte, welche nur von Kapillaren durchbrochen ist. *y* blattartige Ausbreitung des Mesenchyms, welche nur locker mit dem Mesenchym der Chorionwand im Zusammenhang steht; vermutlich eine zufällige Bildung. *Z* Zotten.

Diejenigen Zellennester, welche im Begriffe stehen, sich in ein Syncytium umzuwandeln, sind in der Abbildung durch dunkleren Ton hervorgehoben.

Im Keimschilde (Fig. 30—31) ist der Canalis neurentericus nebst Urwirbelblastem angelegt. Die Medullarplatte ist in der Medianlinie konvex vorgewölbt, zeigt aber noch keine Medullarrinne. Der Dottersack ist noch gefässlos. Primitivrinne angedeutet.

Der geöffnete und aufgeklappte Uterus ist in doppelter Naturgrösse in Figur 27 wiedergegeben. Seine Innenfläche lässt zahlreiche, beetartige Erhebungen erkennen,



Figg. 30—31. **Cercocebus cynomolgus** (Javaaffe), von Banka, circa $^{100}/_{1}$.

Fig. 30. Die Keimanlage in der Seitenansicht.

A Amnionhöhle, *D* Dottersack, *E* Embryonalschild, *H* Haftstiel (Bauchstiel), *m* Mesodermbelag des Dottersacks, *P* Primitivstreif, davor der Canalis neurentericus.

Fig. 31. Der Keimschild, von oben. a, b, c, d Schnittrichtungen der Abbildungen a bis d.

Ae Amnionektoderm, *Cn* Canalia neurentericus, *D* Dottersack, *H* Haftstiel, *m* Mesoderm des Primitivstreifs, *Mp* Medullarplatte.

welche jedoch nicht, wie die wallartige Erhebung rings um die Fruchtblase **S**, durch wucherndes Uterusepithel, sondern durch ödematöse Durchtränkung der oberflächlichen Bindegewebsschicht hervorgerufen wurden. Die gleichen beetartigen, durch Furchen getrennten Erhebungen finde ich bei anderen Uteri dieser Affenspecies aus den ersten Schwangerschaftswochen, sodass dieselben für diese Affenart charakteristisch zu sein scheinen. Doch fehlen die oben beschriebenen Wucherungen des Uterusepithels in Form von **Zellennestern** keineswegs, wie die Abbildung 28 lehrt.

Die Gestalt der Fruchtblase ist aus den beigefügten Autotypien leicht zu verstehen: Leider erscheint der Umriss des sekundären Zottenfeldes in der Fig. 27 allzu verwaschen, kann durch Vergleichung mit der Abbildung 28 jedoch leicht ergänzt werden.

Die Form der Zotten ist fast durchweg einfach schlauchförmig, in der primären Placenta vereinzelt mit Andeutungen einer Verästelung. Nur die unter dem Keime liegende Zotte besitzt zahlreiche Äste; sie ist offenbar zuerst in das Uteringewebe eingedrungen und bezeichnet noch den Ort, wo die Verlötung der Eiblase mit dem Uterus ihren Anfang nahm.

Die Placenten zeigen ganz ähnliche Struktur wie diejenige des Embryo S, nur dass die Zellennester weniger reichlich erscheinen und das oberflächliche Lager der Bindegewebszellen durch Ödem stark gelockert ist (Fig. 28). Im übrigen gelten die gleichen Verhältnisse, wie sie auf Seite 190—194 geschildert sind. Zur weiteren Orientierung verweise ich auf Tafel XXXV—XXXVIII meiner „Studien über Entwickelungsgeschichte der Tiere. Wiesbaden, C. W. Kreidels Verlag."

In den Figuren 30—31 ist der Keim abgebildet. Die Bilder wurden durch Konstruktion auf Millimeterpapier gewonnen. Zu der Erklärung, welche den Abbildungen beigegeben, habe ich nichts Besonderes beizufügen.

C. Keim Cb des Cercocebus cynomolgus.

Figg. 32—34; Figg. a u. b.

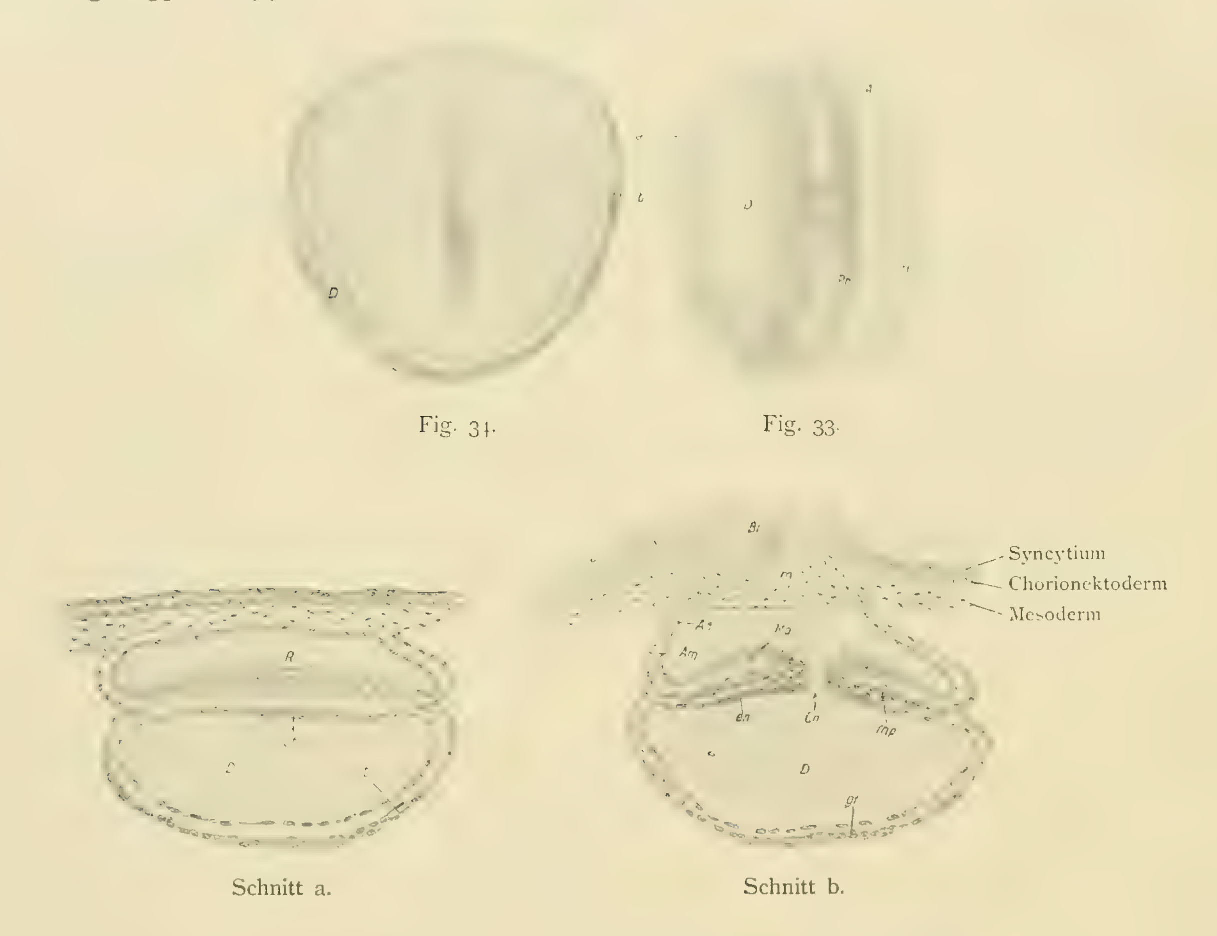
Der Uterus (Fig. 32), welchen ich der Güte meines Freundes Hubrecht verdanke, zeigte nach der Eröffnung die Anlage zweier Placenten, von denen die ventrale bedeutend umfangreicher war: an dieser lag der Keim; sie ist daher als primäre Placenta zu deuten.



Fig. 32. Der intakte Uterus in nat. Gr. Die Dorsalhälfte ist dem Beschauer zugewendet. Das linke Ovarium trägt die Narbe des geborstenen Follikels. — Aus den äusseren Runzeln lässt sich auf eine früher vorangegangene Schwangerschaft schliessen.

Beide Placenten unterscheiden sich im histologischen Bau nur wenig von denen des Keimes Ca; doch ist die Zahl der Zotten wohl um das dreifache vermehrt und die Hälfte derselben zeigen bereits Verästelungen. In der grösseren Placenta sind die typischen Zellennester nur noch vereinzelt und zwar vielfach in Syncytienform aufzufinden, in der kleineren Dorsoplacenta ist der Prozess der Nesterzellenbildung durch Wucherung des Uterusepithels noch in vollem Gange. Ich komme auf diese Placenta später noch zu sprechen.

Der Keim (Fig. 33—34) ist etwas grösser, als der unter Ca geschilderte. Der Keimschild hat sich verflacht und die Medullarplatte zeigt eine seichte Medullarrinne (Schnitt a). In der Splanchnopleura des Dottersackes treten vereinzelte Lücken auf, die Anlagen der ersten Gefässe (Schnitt b, gf); Blutkörper sind in diesen Bahnen, die noch kein typisches Endothel aufweisen, nicht vorhanden (Schnitt a, bl). Die Abbildungen 33 und 34 wurden nach der lückenlosen Schnittserie konstruiert.



Figg. 33—34. Keim **Cb** des **Cercocebus cynomolgus**, von Banka, circa $^{120}/_1$.
Fig. 33. Keimanlage in der Seitenansicht.
Fig. 34. In der Aufsicht. Der Canalis neurentericus liegt etwa in der Mitte des Schildes.
A Amnionhöhle, *D* Dottersack, *H* Haftstiel, *Pr* Primitivstreif.
Schnitt a u. b der Figur 33. Camera lucida.

Ae Amnionektoderm, *Am* Amnionmesoderm, *Bl* Mütterliches Blut im intervillösen Raume, *bl* Gewebslücken des Dottersackmesoderms, die Anlagen der Blutgefässe. *Cn* Canalis neurentericus, *Ch* Anlage der Chorda dorsalis, *D* Dottersack, *en* Entoderm, *gf* Spalten im Mesoderm, *I* Intervillöser Raum, *m* Mesoderm des Haftstiels, *Md* Medullarplatte, *Mp* Urwirbelblastem, *Mz* Mesenchymgewebe in den Zotten, *R* Rückenfurche.

Der innere Mesenchymbelag des Chorion hat sich verdickt, der Haftstiel H bedeckt noch einen grossen Teil des Amnionektoderms.

5. Vergleichung der Keime des Gibbon mit denjenigen anderer Säugetiere.

Die Keime des Gibbon A und Ab zeigen eine wundervolle Übereinstimmung mit denjenigen der östlichen Schwanzaffen einerseits und des Menschen anderseits.

Bei allen drei Gruppen bauen sich die Embryonalorgane nach einem ganz eigenartigen, von den Organanlagen anderer Säugetierkeime in mehrfacher Hinsicht abweichenden Stile auf: altererbte Gebilde erleiden zeitliche Verschiebungen ihrer Genese oder erfahren Vervollkommnung oder Rückbildung.

Diese, die Ostaffen und den Menschen, und höchst wahrscheinlich auch die amerikanischen Westaffen kennzeichnenden caenogenetischen Sonderbildungen lassen sich, wie mir scheint, wesentlich auf drei Ursachen zurückführen, nämlich 1. auf die Beschaffenheit der Gastrula, welche die sonderbare Ausgestaltung der Keimscheibe, des Amnion u. s. w. bedingt; 2. auf die frühzeitige Verwachsung der Eiblase mit dem Uterus, welche die Beschleunigung der Mesodermentwickelung, die Verzögerung der Keimschild-Differenzierung u. s. w. zur Folge hat; 3. auf die höhere Organisation des Reifetiers, welche sich einen direkteren und auch ausgiebigeren Modus der Frucht-Ernährung schuf, als er bei anderen Deciduaten zu beobachten ist, und zwar unter Ausschaltung mehrerer provisorischer Nährvorrichtungen, die bei Vorfahren der Primaten noch angetroffen werden, wie die Anlage einer Dottersackplacenta oder sackartiger Erweiterung der Allantois, und ferner unter Vervollkommnung gewisser embryonaler Gewebsteile („Bauchstiel" oder Embryophor, Gefässanlagen im Dottersack).

Den ersten Punkt will ich zunächst ausführlicher besprechen unter dem Titel:

Entypie des Keimfeldes.

Die jungen Eiblasen der Schwanzaffen und des Menschen lassen mit Sicherheit erkennen, dass die den Embryo aufbauenden „formativen" Zellen sehr frühzeitig aus dem Verbande des äusseren peripheren Zellenmantels (Chorionektoderm, nach Hubrecht Trophoblast) ins Innere gedrängt sein müssen. Auch beim Gibbon läuft zweifellos

dieser Prozess in gleicher Weise ab, wie die vollkommene Übereinstimmung etwas älterer Keime mit denen der übrigen Primaten überzeugend beweist.

Dieser Vorgang der frühzeitigen Einlagerung der formativen oder Bildungszellen ins Ei-Innere spielt sich bekanntlich auch bei etlichen anderen Säugetierkeimen ab; er wurde bisher als Blattinversion oder Blätterumkehrung bezeichnet. Ich schlage vor, in Zukunft dafür den Ausdruck „Entypie des Keimfeldes“ anzuwenden und die Bezeichnung „Blattinversion“ nur für die lokale Verlagerung der beiden Grundblätter im Keimfeldbezirk zu reservieren, und zwar aus folgenden Gründen.

Obwohl zumal durch die Untersuchungen Kupffers sowie durch meine eigenen Arbeiten über die Keimanlage verschiedener Nager zur Genüge längst bewiesen ist, dass der Prozess der Blattumkehrung lediglich auf eine zeitweilige Umstülpung der Keimscheibenpartie hinausläuft, keineswegs aber auf eine Vertauschung der Keimblätter in dem Sinne, dass das ursprüngliche Ektoderm zum Entoderm werde und umgekehrt, also nicht als eine „Keimblätter-Auswechselung“ aufzufassen sei, so hat trotzdem der Name „Blätterumkehrung“ zu Missverständnissen geführt. Mir scheint zwar dieser Ausdruck ganz passend für das, was er besagen will: wie ein Handschuh umgekrämpelt oder „umgekehrt“ wird, indem das Innere nach aussen zu liegen kommt, ebenso vollzieht sich die „Umkehrung“ der Keimblätter in der Keimscheibenregion der genannten Tiere, — allerdings nur vorübergehend, da die Keimregion sich alsbald wieder streckt — und so die Umkrämpelung wieder rückgängig macht.

Trotzdem empfiehlt es sich, noch eine andere Bezeichnung einzuführen. Denn erstens kann die konkave Einsenkung des Keimschildes, durch welche eben zeitweilig das Entoderm als äusserer Belag des Ektoderms erscheint (Blätterverlagerung) sehr verschiedene Formen zeigen, vom cylinderischen Schlauche bis zum schwach gebogenen oder flachen Schilde; und zweitens kennzeichnet die „Blattinversion“ doch nur die Folgeerscheinung des eigentlichen prinzipiellen Vorganges, nämlich: Der frühzeitigen tiefen Verlagerung der formativen Zellen ins Ei-Innere. — Absichtlich wähle ich das Wort Keimfeld, da die ursprüngliche Gestalt des entypierten Zellkomplexes sehr verschiedenartig sein kann und sich während der Gastrulation ändert. Nicht ungeeignet dürfte der Ausdruck „Embolie des Keimfeldes“ erscheinen; nachdem jedoch diese Bezeichnung, nebst dem gegensätzlichen Worte Epibolie, gemäss meinem Vorschlage für bestimmte Arten der eigentlichen Gastrulation Eingang gefunden hat, gebe ich zur Verhütung von Missverständnissen dem Namen „Entypie“, welcher Hineindrückung, Hineinprägung, Einschiebung, bedeutet, den Vorzug.

Unter Entypie des Keimfeldes möchte ich daher verstanden wissen:

Die nicht durch Bildung typischer Amnionfalten geschehende, sondern durch eine schon während der Gastrulation erfolgende Abschnürung des Keimfeldes ins Innere der Eiblasenhülle (Chorion).

Als instruktives Beispiel der Entypie sei zuerst das Ei der Maus oder Ratte (Mus musculus und M. decumanus) erwähnt, deren invertierte Keimblätter ich früher abgebildet habe[1]). Dem einschichtigen peripheren Zellmantel (Chorion) lagert am Bildungspole (Eipol) innen ein Haufen formativer Zellen an, der eine Sonderung in Ektoderm und Entoderm erkennen lässt. In diesem Zustande der Entwickelung verwächst die Eiblase mit dem Uterus und wird von dessen Geweben derartig umlagert, dass sie sich bei fortschreitendem Wachstum in Cylinderform auszudehnen gezwungen wird. Das gesamte formative Ektoderm erhält zuerst nahezu Kugelform und erscheint als Ektodermknopf, gewinnt aber bald eine innere Höhlung, die Amnionhöhle, während das Entoderm die ektodermale Hohlkugel grösstenteils umkleidet (Blätterverlagerung, Inversion) und alsbald auch das ganze peripherische Zellenlager (Chorion, Deckschicht) austapeziert. Nun erfolgt nachträglich am Bildungspole der Eiblase eine taschenartige Einstülpung des peripheren Zellenlagers; die Tasche verschmilzt mit der Ektodermkugel und beider Höhlungen fliessen zusammen. An dem Orte, wo die Verschmelzung stattfand, erheben sich erst viel später typische Amnionfalten.

Diese Befunde lehren, dass die Einschiebung oder Entypie des formativen Zellenhaufens ins Eiinnere schon vor der Verwachsung geschehen war, also von dieser unabhängig ist, dass dagegen die nachträgliche Taschenbildung der peripheren Zellschicht sowie die Cylindergestalt der Eiblase auf die frühzeitige Verwachsung zurückzuführen sei.

Um nun die Entypie des Keimfeldes beim Gibbon zu erklären, ziehe ich noch ein zweites Beispiel heran. Bei Pteropus[2]) verläuft der Vorgang der Entypie einfacher; indem hier die nachträgliche Einstülpung seitens des peripheren Zellenlagers unterbleibt, so dass durch Auseinanderweichen des ektodermalen Zellenhaufens sogleich die geschlossene Amnionhöhle definitiv gebildet ist.

Primaten-Keime zeigen nun im Allgemeinen ein ähnliches Verhalten, wie Pteropus. Zwar sind junge Eiblasen mit solider Ektodermkugel noch nicht aufgefunden; vielmehr zeigen alle bisher untersuchten bereits eine weite Amnionhöhle und eine reichliche Ausbildung des Mesenchymlagers, aber der Mangel einer Differenzierung

[1]) Selenka, Studien zur Entwickelungsgeschichte der Tiere. Wiesbaden, C. W. Kreidels Verlag. — I. Heft, 1883; III. Heft, 1884.

[2]) Selenka, Studien etc. — V. Heft, 1892; Tafel 41.

des Keimschildes und die vorgeschrittene Ausbildung der Chorionzotten weist in den beobachteten Fällen mit Bestimmtheit darauf hin, dass die Entstehung der Keimscheibe und des ektodermalen Amnion aus einem ursprünglich soliden Zellenhaufen in ähnlicher Art stattgefunden haben wird, wie ich dies bei Pteropus beobachtete. In beiden Tiergruppen liegt die Verwachsungszone der Eiblase am Bildungs- oder Eipole, und kuppelartig wölbt sich das gegenüberliegende Chorion über der Verwachsungsplatte in das Uteruslumen vor.

Eine Komplikation untergeordneter Art weist die Entypie des Gibbon-Eies auf. In der Eiblase Ab findet sich ein abgeschnürter Schlauch im Haftstiel eingelagert (Fig. 22), in der Eiblase A eine spaltförmige Einsenkung (Fig. 14); beide Gebilde hielt ich anfänglich für Reste des Amnionektoderms, glaube jedoch, dass sie eher als konforme Gebilde jener Choriontasche zu betrachten sind, welche bei manchen Nagetier-Eiblasen mit „Blattinversion" ebenfalls auftritt: bei der Maus, Ratte etc. erreicht diese Tasche den Ektodermknopf und verschmilzt mit diesem, beim Meerschweinchen (Cavia) schnürt sie sich gesondert in Sackform ab [1]. Der isolierte Schlauch im Haftstiel des Gibbon-Keimes Ab und die offenen Taschen des Keimes A dürften anstandslos als Abschnitte des Chorion, also der nicht-formativen Zellen, angesprochen werden Die verschiedene Gestalt dieser Taschen weist darauf hin, dass ihre Ausbildung von wechselnden Bedingungen, wie etwa den variabeln Druckverhältnissen während der Verwachsung, abhängig sei.

Ist die Ähnlichkeit des Prozesses der Keimfeld-Entypie bei Primaten und etlichen Säugetieren einleuchtend, so entsteht die Frage, wie dieselbe bei verschiedenen Tiergruppen unabhängig voneinander zustande kommen konnte.

Alle bisherigen Versuche einer Erklärung sind gescheitert. Auch die bisher von mir vertretene Auffassung, lediglich die frühzeitige Verwachsung der Eiblase sei für die „Blattinversion" verantwortlich zu machen, hält nicht Stich.

Gestützt auf ein reiches Untersuchungsmaterial, hat unlängst Ed. van Beneden [2] in ausgezeichneter Weise die eigentümliche Form der Gastrula der Fledermäuse auf die dotterreiche Gastrula der Reptilien zurückzuführen versucht und die Entypie der formativen Zellen als einen für die Säugetiere typischen, durch Dotterschwund bedingten Vorgang erklärt. Ich begnüge mich hier, auf die inhaltsreiche, fein durchdachte Arbeit des belgischen Forschers hinzuweisen und hebe nur einige seiner Beobachtungen und Argumente hervor, soweit sie die Keimfeld-Entypie direkt betreffen.

[1] Selenka, Studien. III. Heft. 1884.

[2] Ed. van Beneden, Recherches sur les premiers stades du développement du Murin (Vespertilio murinus). In: Anatomischer Anzeiger XVI. 1899.

Die Gastrulation der Eier der Fledermaus (Vespertilio murinus, Hippocrepis (vulgaris etc.) betrachtet VAN BENEDEN als fortschreitende Epibolie, in welcher sich die Gastrulation des Reptil-Eies wiederspiegelt, mit dem Unterschiede, dass die Entodermzellen zwar des Dotters entbehren, jedoch innerhalb der Zellenleiber, also intracellulär, Höhlungen erhalten, welche zusammenfliessend das Lécithocèle (Entodermhöhle der Autoren) bilden. Infolge der Epibolie werden die formativen Zellen oder das Keimfeld — l'amas interne, qui se différencie secondairement en un lécithophore (Entoderm der Autoren) et un bouton embryonnaire (formatives Ektoderm, Ektodermknopf) — ins Innere der peripheren Zellschicht verlagert und endlich ganz von letzterer umschlossen.

Diesen Prozess glaubt VAN BENEDEN für alle Säugetiereier annehmen zu können. Il y a donc toojours invagination de l'embryon au début; mais elle se maintient ou elle s'efface, suivant les conditions d'espace assignées à l'embryon. Le défaut de place détermine le renversement prolongé.

Nach VAN BENEDENS Darlegungen wird also die Möglichkeit der „Blattinversion" durch den Bau des abgefurchten Säugetiereies dargeboten. Es hängt von äusseren Bedingungen ab, ob der von der peripheren Zellschicht umlagerte Complex formativer Zellen für längere oder kürzere Zeit invertiert bleibt.

Sollte die Ansicht VAN BENEDENS sich bewahrheiten, so bleibt der Ausdruck „Entypie des Keimfeldes" zu Recht bestehen für alle jene Fälle, in denen das Keimfeld — durch welche Ursachen auch — von vornherein verhindert wird, in typischer Weise sich oberflächlich auszubreiten, dagegen gezwungen wird, schon während der Gastrulation sich vom Chorion abzuheben und caenogenetische Anpassungen verschiedenster Art durchzumachen, wie atypische Bildung der Amnionhöhle, Konkavkrümmung des Keimfeldes und dadurch erzeugte Inversion der Grundblätter etc.

Dass die Entypie des Keimfeldes und die Blattinversion begünstigt wird durch die frühzeitige Verwachsung der Eiblase mit dem Uterus, ist nicht in Abrede zu stellen. Aber da dieser Prozess auch bei solchen Eiblasen der Säugetiere vorkommen kann, die überhaupt nicht, oder erst später mit dem Uterus verwachsen, so kann die Keimfeld-Entypie zwar durch die frühe Verwachsung veranlasst, aber nicht ausschliesslich hervorgerufen werden. Die Vorbedingungen zur Entypie müssen in der Struktur der verwachsenden Eiblase gesucht werden. In dieser Beziehung scheinen mir VAN BENEDENS Anschauungen volle Zustimmung zu verdienen. Bezweifeln möchte ich nur, dass eine eigentliche Entypie des Keimfeldes, hervorgerufen durch komplette Umwachsung seitens der „peripheren" Ektodermzellen, bei allen Säugetiereiern nachzuweisen sei. Vorläufig ist die ausführliche Abhandlung VAN BENEDENS abzuwarten.

Zusammenfassung.

Die Keime der Primaten, und des Gibbon im besonderen, kennzeichnen sich und unterscheiden sich von den Keimen anderer Säugetiere durch folgende Eigenschaften.

1. Die Verwachsung der jungen Eiblase mit dem Uterus erfolgt bei allen Primaten im Bezirke des Keimfeldes. Die Verwachsungsfläche bezeichnet die Anlage der primären Placenta.

Eiblasen der Mäuse und Ratten können mittelst verschiedener Stellen des Chorion am Uterusepithel anwachsen; bei Pteropus und den Fledermäusen erfolgt die Verwachsung stets im Bereiche des Keimfeldes.

2. Die Verwachsung der Primaten-Eiblase geschieht offenbar schon während der Gastrulation; das Keimfeld wird frühzeitig entypiert.

Wie es scheint, tritt die frühzeitige Entypie des Keimfeldes nebst Blattinversion bei sämtlichen Säugetier-Eiblasen auf, welche schon im Gastrulastadium mit dem Uterusgewebe verwachsen; doch zeigen sich die gleichen Erscheinungen, wenn auch nur ganz vorübergehend oder nur andeutungsweise, auch in Fällen, wo die Eiblase erst später oder gar nicht mit dem Uterus verwächst (Talpa europaea nach Lieberkühn und Heape Sus serofa nach Weysse und Assheton; auch bei anderen Säugetiereiern nach Ed. van Benedens Deutung).

3. Fruchtblasen des Gibbon zeigen im Haftstiel ein taschen- oder schlauchartiges Gebilde, welches vermutlich als nachträglich eingestülpter Sack des Chorionektoderms zu deuten ist (Fig. 14 und 22).

Taschenartige Einstülpungen der Chorionzellen treten auch in den Keimanlagen der Mäuse, Ratten etc. auf; doch nur bei Cavia kommt dieses Gebilde nicht in Kontakt mit den Keimfeldzellen, sondern bleibt, wie beim Gibbon, isoliert. Bei Pteropus fehlt solche Tasche.

4. Als Ergebnisse der frühzeitigen Verwachsung der Eiblase sind bei den Primaten zu betrachten:

a) Die mächtige Wucherung des Chorionektoderms oder des Trophoblasts (Hubrecht) an seinen Berührungsstellen mit dem Uterus, und die frühzeitige Zottenbildung. — Ähnliches gilt von etlichen Fruchtblasen. welche Entypie des Keimfeldes und Blattinversion zeigen, z. B. des Igels (Hubrecht), des Pteropus etc.

b) Die definitive Ausbildung einer geschlossenen Amnionhöhle geschieht sehr früh; diese kommt höchst wahrscheinlich durch Auseinanderweichen der Zellen des anfangs soliden Ektodermknopfes zu stande. — Ebenso z. B. bei Pteropus und Cavia.

c) Die auffallend frühe Ausbildung eines Mesenchymlagers, welches die Chorionwand innen austapeziert und den ganzen Keim umkleidet, bevor noch ein Primitivstreif oder Canalis neurentericus differenziert ist. Solcher Vorgang ist bisher nur bei den Primaten beobachtet, in beschränkterer Form bei Tarsius (Hubrecht).

d) Differenzierung der Embryonalknospe (Keimschild + Amnion + Dottersack) erscheint verzögert. Denn durch die Entypie wird der Keimschild gehindert, sich in normaler Weise flächenhaft auszubreiten; er ist in seinem Wachstum gehemmt und, da das Keimfeld nur eine geringe Zahl Zellen umfasst, bedarf er einer längeren Zeit zur Ausbildung.

5. Das zwischen Embryonalknospe und Chorion sich einlagernde Mesenchym bildet sich bei den Primaten zum Haftstiel des Embryos oder zum Embryophor (Bauchstiel) aus. Die funktionelle Bedeutung des Haftstiels besteht in folgendem: anfangs erscheint er als verdicktes Amnionmesenchym, welches zum Tragstiel der Embryonalknospe auswächst und die Gefässe des Dottersacks sowie den (funktionslosen) entodermalen Allantoisschlauch aufnimmt; durch Drehung des Embryos wird er zum Bauchstiel (His), indem zugleich die Amnionwandung sich auf ihn legt, und den Strang des Dottersacks ihm anpressend ihn allseitig umwächst und ihn so zum Nabelstrang stempelt. Einen Mesenchym-Haftstiel beschreibt Hubrecht bei Tarsius; dessen Lage ist jedoch von Anfang an eine ventrale und er erscheint nicht als homologes Gebilde.

6. Einige caenogenetische Sonderbildungen der Primaten-Keime zielen deutlich darauf ab, die Ernährung der Frucht von vornherein ergiebiger zu gestalten, als dies bei anderen Deciduaten der Fall ist. In letzter Instanz mag die höhere Organisation der Reifetiere für eine modifizierte, reichlichere Nahrungszufuhr infolge von Variation und Anpassung während des frühen Embryonallebens verantwortlich erscheinen, eine Anschauung, die gar wohl berechtigt ist, aber allerdings auf leichten Füssen ruht. Unter diesen, eine ergiebigere Ernährung vermittelnden Anpassungen sind folgende zu nennen:

a) Es unterbleibt die Anlage einer Dottersackplacenta,

b) es unterbleibt die Ausbildung der Allantois zu einer gefässführenden Blase; nur ein dürftiges, schlauchartiges, entodermales Rudiment gelangt zur Entwickelung.

c) Dafür wird der Dottersack auffallend früh vaskularisiert; die Dottervenen treten, ebenso wie später die übrigen Gefässstämme, direkt durch den Haftstiel in das Mesenchymgewebe des Chorion und der Zotten. Der Allantois wird hierdurch die Gelegenheit genommen, sich zur Trägerin der Nährgefässe des Embryos auszubilden; sie wird dieser Funktion enthoben.

Über die Gestalten der Placenten ist auf Seite 176 berichtet. Als Erbstück erscheint bei den Primaten allgemein die primäre Placenta.

So bietet die frühzeitige Verwachsung den Eiblasen des Affen und des Menschen eine günstige Gelegenheit zu einer frühen und ausgiebigen Ernährung. Die embryonalen, die Nährung bewerkstelligenden Hilfswerkzeuge erleiden mehrfache Änderungen, während der Umbau der Uteringewebe der Ernährung der Frucht vornehmlich Vorschub leistet durch die frühzeitige Eröffnung der mütterlichen Blutbahnen, denen die Aufgabe zufällt, die Chorionzotten von vornherein mit Mutterblut zu umspülen.

Infolge caenogenetischer Anpassungen, sowohl seitens des Embryos wie seitens der Mutter, ist der Ernährungsmechanismus der Primatenkeime leistungsfähiger geworden.

STUDIEN

ÜBER

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DER TIERE.

HERAUSGEGEBEN VON

DR. EMIL SELENKA
PROFESSOR IN MÜNCHEN.



ACHTES HEFT.

MENSCHENAFFEN

(ANTHROPOMORPHAE)

STUDIEN ÜBER ENTWICKELUNG UND SCHÄDELBAU.

III. ENTWICKELUNG DES GIBBON (HYLOBATES UND SIAMANGA), FORTSETZUNG

VON

DR. EMIL SELENKA
PROFESSOR IN MÜNCHEN.

MIT 1 TAFEL UND 38 ABBILDUNGEN IM TEXT.



WIESBADEN.
C. W. KREIDEL'S VERLAG.
1900.





Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.







